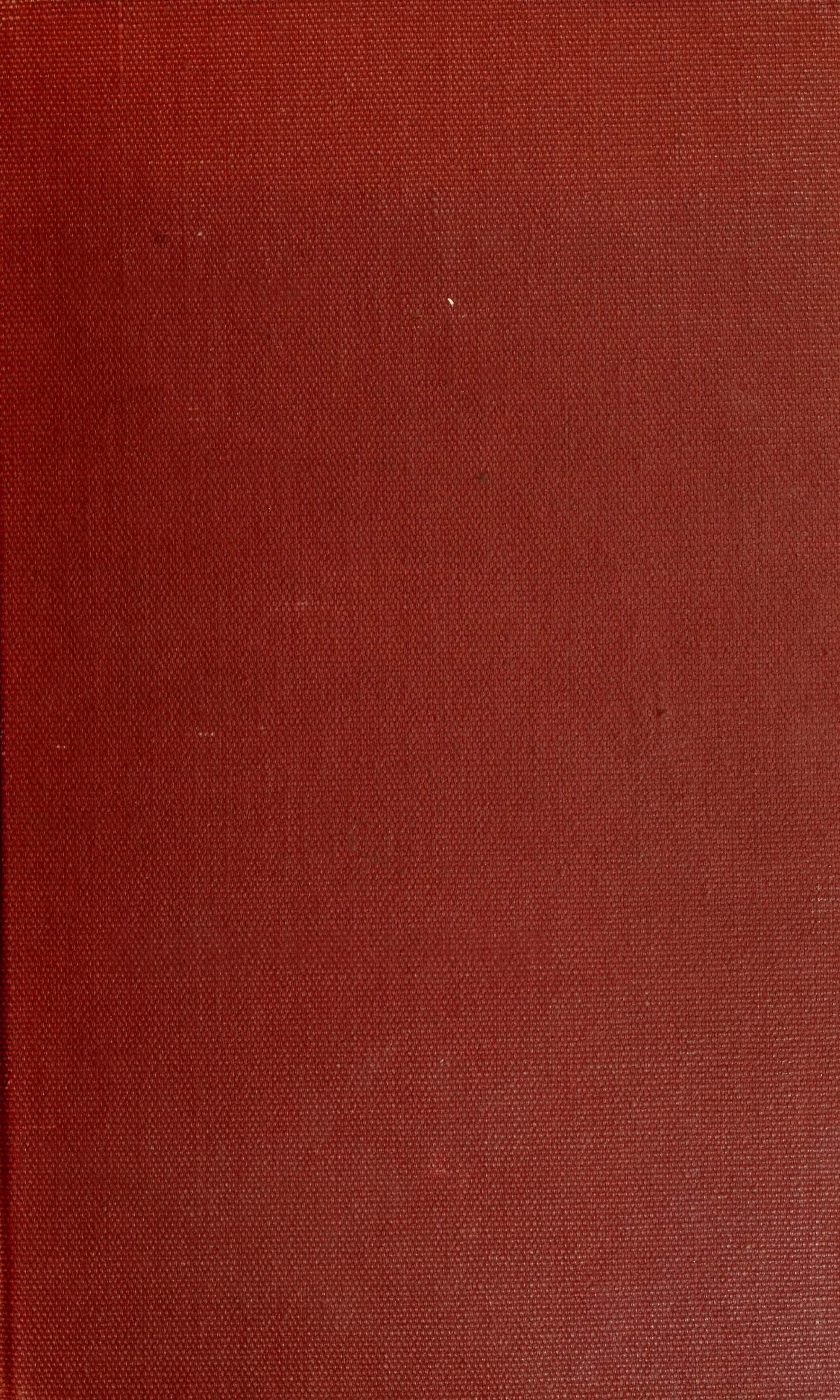










GRUNDRISS

DER

VERGLEICHENDEN ANATOMIE

DER

WIRBELTHIERE.



GRUNDRISS

DER

VERGLEICHENDEN ANATOMIE

DER

WIRBELTHIERE

FÜR STUDIRENDE BEARBEITET

VON

Ernst Eduard
DR. ROBERT WIEDERSHEIM,
O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE UND VERGLEICHENDEN ANATOMIE, DIRECTOR
DES ANATOMISCHEN INSTITUTS DER UNIVERSITÄT FREIBURG I. B.

**DRITTE, GÄNZLICH UMGEARBEITETE UND STARK
VERMEHRTE AUFLAGE.**

MIT 4 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN UND 387 TEXTABBILDUNGEN
IN 735 EINZELDARSTELLUNGEN.

JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1893.



Vorwort zur ersten Auflage.

Wenn sich auch mein in den Jahren 1882—83 erschienenes Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere nach mancher Richtung hin als brauchbar erwiesen haben sollte, so bin ich mir doch wohl bewusst, dass dies nach einer Seite hin nicht der Fall gewesen ist. Es ist, wenn ich mich so ausdrücken darf, kein *Studentenbuch* geworden. Dazu war das zusammengebrachte, wissenschaftliche Material, wie das bei der ersten Bewältigung eines ausgedehnten Stoffes nur allzuleicht zu geschehen pflegt, zu wenig gesichtet, d. h. Wichtiges und Nebensächliches zu wenig auseinander gehalten, und auch die da und dort eingeflochtenen Discussionen mögen für den Gang der Darstellung nicht überall förderlich gewesen sein.

So entstand in mir der Gedanke, bevor ich in einer zweiten Auflage jene Fehler verbessern könnte, an die Abfassung eines ganz neuen, in einem kleineren Rahmen sich bewegenden Buches heranzutreten. Dabei folgte ich dankbar und gerne dem Rathe meines Herrn Verlegers, nach dem Vorgange anderer Autoren, durch verschiedenen Schriftcharakter den Grundtext von dem mehr Nebensächlichen zu scheiden und so den Stoff für den Anfänger zu einem durchsichtigeren zu gestalten.

Aus diesem Grunde habe ich mich auch auf die allernöthigsten Abbildungen beschränken zu sollen geglaubt, so dass ich nur etwa ein Drittel der früheren und nur eine kleine Zahl von neuen Figuren aufgenommen habe.

Als wesentliche Verbesserung dem ersten Buche gegenüber dürften die mit grösserer Sorgfalt ausgeführten, farbigen Gefässbilder anzusehen sein; ferner habe ich nicht versäumt, auf Grund der in den letzten zwei Jahren erschienenen, grossen Fachliteratur überall den neuesten wissenschaftlichen Standpunkt zu vertreten und so manche

Capitel, wie z. B. die Wirbeltheorie des Schädels, sowie gewisse Abschnitte des Integumentes, des Nervensystems und der Sinnesorgane, gänzlich umzuarbeiten.

Dass ich dabei die Autorennamen aus dem Text weggelassen, dagegen jedem Capitel eine kurze Literaturübersicht angefügt habe, dürfte sich als nicht unpraktisch erweisen.

Im Uebrigen aber verfolgt dieses neue Buch dieselbe Idee, wie das frühere. Hier wie dort war ich bestrebt, den Leser, und vor Allem den Studirenden der Medicin, zu einer wissenschaftlichen Auffassung der Anatomie hinzuleiten und ihm den innigen Zusammenhang aller biologischen Disciplinen zu klarem Bewusstsein zu bringen.

Freiburg i. B., im Juli 1884.

Der Verfasser.

Vorwort zur zweiten Auflage.

Seit dem Erscheinen der ersten Auflage des „Grundrisses" sind vier Jahre verflossen, und was dieser, wenn auch nur kurze Zeitraum für den Fortschritt der biologischen Wissenschaften zu bedeuten hat, bedarf für die Fachgenossen keiner weiteren Erörterung. Vieles, was veraltet war, habe ich allerdings in der zweiten Auflage meines Lehrbuches verbessert, allein seit dem Erscheinen derselben sind bereits wieder zwei Jahre vergangen, und so ist auch dort Vieles der Correctur bedürftig.

Wenn ich aus diesem Grunde die Gelegenheit zu einer Neubearbeitung des „Grundrisses" gern ergriff, so war ich mir dabei meiner schwierigen Aufgabe wohl bewusst, da ich einerseits entschlossen war, das Buch seines allzu skizzenhaften Charakters zu entkleiden, andrerseits mir aber in der Aufnahme neuen Stoffes weises Masshalten auferlegen musste. Vielleicht habe ich nicht immer das Richtige getroffen und den gleichmässigen Fluss der Darstellung nach Form und Ausdehnung nicht überall eingehalten. Ich denke dabei z. B. an das Venensystem, auf das ich, unterstützt durch eine umfangreiche, neue Literatur, sowie durch briefliche Mittheilungen, die ich Herrn Dr. Hochstetter in Wien verdanke, ganz besondere Sorgfalt verwendet habe.

Hieraus wird mir aber wohl Niemand, der mit dem Lückenhaften unserer bisherigen Kenntnisse in diesem Gebiete vertraut ist, einen ernstlichen Vorwurf machen. Allein nicht nur hierin habe ich die verbessernde Hand angelegt, sondern auch in den einleitenden Bemerkungen über die Anlage und den allgemeinen Bauplan des Thierkörpers, in den Capiteln über die Mammarorgane, die Wirbelsäule, das Kopfskelet, das Vogelbecken, das gesammte Nervensystem und das Geruchsorgan. Ferner erhielten eine wesentlich andere Fassung jene Abschnitte, die von der Glandula thymus und thyreoidea, der Darmmucosa der Fische, den Pori abdominales, dem Respirationsapparat der Vögel, den branchialen Arterienbögen, dem Vornieren- und Urnierensystem, sowie von der Anlage der Geschlechtsdrüsen und den Nebennieren handeln.

Ganz neu sind jene Capitel, welche die Beziehungen zwischen Mutter und Frucht sowie die Stammesentwicklung der Wirbelthiere im Allgemeinen betreffen. Mancher Leser hätte letztere wohl gerne weiter ausgeführt gesehen, allein ich glaubte, dabei gewisse Grenzen einhalten zu sollen, und zwar nicht nur, weil hier noch Vieles schwankend und unsicher erscheint, sondern vor Allem deshalb, weil mir ein für Studirende bestimmtes Buch nicht als der richtige Platz erschien, auf welchem Hypothesen mit ihrem Für und Gegen auszufechten sind. Aus diesem Grunde habe ich den betreffenden Passus nur in sehr allgemeiner Form gehalten und mich darauf beschränkt, den inneren, auf die Blutsverwandtschaft sich gründenden Verband aller thierischen Organismen hervorzuheben.

Was das Nervensystem anbelangt, so schöpfte ich hierin aus dem wechselseitigen Gedankenaustausch mit meinen früheren Schülern, beziehungsweise jetzigen Collegen van Wijhe und Beard vielfach neue Anregung. Ihnen gebührt daher mein freundlicher Dank; nicht minder dankbar gedenke ich meines hochverehrten Herrn Verlegers, der in bekannter hochsinniger Weise Alles daran setzte, auch dieser zweiten, durch eine grosse Zahl neuer Abbildungen verbesserten Auflage eine durchaus würdige Gestalt zu verleihen.

So möge denn das Buch, das in Folge seiner gänzlichen Umarbeitung fast den Namen eines neuen Werkes verdient, sich einer freundlichen Aufnahme erfreuen dürfen. Welche Tendenz es verfolgt, habe ich am Schlusse des Vorwortes zur ersten Auflage bereits ausgesprochen.

Freiburg i. B., im August 1888.

Der Verfasser.

Vorwort zur dritten Auflage.

In den seit dem Erscheinen der zweiten Auflage vergangenen fünf Jahren hat sich auf allen Gebieten der Biologie ein so grosser Stoff neuer Thatsachen angehäuft, dass eine Erweiterung des „Grundrisses" durchaus geboten erschien. Es war deshalb nicht zu vermeiden, sämmtliche Capitel von Grund aus neu umzuarbeiten, den Inhalt derselben zum grossen Theil aufs Doppelte zu vermehren und eine grosse Anzahl neuer Abbildungen beizufügen. Ich verberge mir dabei durchaus nicht, dass in Folge dessen das vorliegende Buch kaum mehr den Namen eines „Grundrisses" verdient, sondern dass es nach vielen Seiten hin den Charakter eines Lehrbuches angenommen hat. Nicht wenig zur Erweiterung trug auch der Umstand bei, dass ich eine möglichst erschöpfende Literaturübersicht, sowie ein Verzeichniss und eine Erklärung der im Texte figurirenden Thiernamen beigefügt habe. Durch letztere Zuthat glaubte ich im Sinne der Studirenden zu handeln, während das Literaturverzeichniss den Fachgenossen nicht unwillkommen sein dürfte.

Während der Herstellung der III. Auflage hatte ich mich guter Rathschläge und sonstiger freundlicher Beihilfe meiner Collegen F. Keibel und A. Oppel zu erfreuen; auch wurde ich dabei von Herrn cand. med. H. Endres durch Herstellung einiger neuer Abbildungen bestens unterstützt. Allein nicht nur diesen Herren gebührt mein Dank, sondern auch meinem hochverehrten Herrn Verleger, der nicht versäumt hat, meinen Wünschen in liebenswürdigster Weise entgegenzukommen, und so das Buch auch in seiner neuen Form auf das Zweckentsprechendste zu gestalten.

Endlich verfehle ich nicht, auch die Pierer'sche Hofbuchdruckerei in Altenburg rühmend zu erwähnen, da mir durch ihre exacte Behandlung der technischen Seite meine Arbeit sehr erleichtert wurde.

Freiburg i. B., im Januar 1893.

Der Verfasser.

Inhaltsverzeichniss.

Anhang.

Verzeichniss und Erklärung der im Texte figurirenden Thiernamen.

Acanthias, eine zu den Spinacidae gehörige Haifischgattung.

Acanthodes, fossiler Seitenzweig der Haifische (Permformation).

Acanthopteri, die eine der beiden grossen Abtheilungen der Knochenfische (Hartflosser).

Acerina, Kaulbarsch.

Acipenseriden, Störe (Knorpelganoiden).

Acrobata, Kletterbeutler.

Aëtosaurus, fossile Panzerechse aus dem Keupersandstein von Württemberg.

Agamen, Eidechsen der wärmeren Zone (Crassilinguia).

Aglossa, zungenlose Batrachier (in heissen Gegenden besonders der neuen Welt).

Amblystoma, amerikanische Molchfamilie.

Amia, Knochenganoid.

Ammocoetes, Larve des Neunauges (Petromyzon).

Ammodytes, Sandaal.

Amphioxus, Lanzettfisch (Repräsentant der Acrania).

Amphisbänen, Familie der Doppelschleichen, zu der Unterordnung der Ringelechsen (Annulata) gehörig.

Amphiuma, eine Familie der Derotremen (s. diese).

Anableps, ein zur Familie der Schmerlen gehöriger Knochenfisch (Guiana).

Anas, Ente.

Anchitherium, fossile Form der Equiden (Miocän).

Anguis (fragilis), Schleiche (fusslose Echse, Blindschleiche).

Anolis, Eidechsenart aus der Gruppe der Iguanidae (Westindien, Südamerika).

Anthropoiden s. Anthropomorphen, menschenähnliche Affen (Orang, Gorilla, Chimpanse, Hylobates).

Anuren, ungeschwänzte Amphibien (Frösche, Kröten etc.)

Apteryx, Kiwi, Zwergstrauss.

Archaeopteryx, fossile Mittelform zwischen Echse und Vogel, aus dem Jura von Solenhofen.

Archegosaurus, fossile Amphibienform von crocodilartiger Gestalt (Permformation).

Arctomys (marmotta), Murmelthier.

Ardea, Reiher.

Argentinus, ein zu den Salmoniden gehöriger Knochenfisch.

Arius, eine Gattung der Welse.

Artiodactyla, Paarhufer.

Arvicola, Wühlmaus (Nager).

Ascalaboten, Haftzeher, Geckonen. Eidechsen der wärmeren und heissen Zone (Crassilinguia).

Ascaris megalocephala, der Pferdespulwurm.

Axolotl, Larve eines Molches, welche als solche die Geschlechtsreife erreicht (Mexico).

Balistes, Hornfisch aus der Gruppe der Plectognathi (Sclerodermi).

Batrachus, Meerfisch aus der Abtheilung der Acanthopterygii cotto-scombriformes.

Bdellostoma, ein zur Gruppe der Cyclostomen (Abtheilung Myxinoiden) ge-

höriger Fisch aus dem südlichen stillen Ocean.

Belideus, Kletterbeutler.

Belone, ein zu der Gruppe der Scombresocidae gehöriger Knochenfisch.

Beluga, eine zu der Gruppe der Fischsäugethiere (Abtheilung Delphiniden) gehörige Form (Weisswal, nordische Meere).

Blennius (Blenniiden), zu der Gruppe der Acanthopteri gehörige Form, Schleimfische.

Bombinator, Unke, Feuerkröte.

Bovidae s. Bovinae, Gruppe der Rinder.

Bradypus, Faulthier (Gruppe der Edentaten).

Brontotherium, fossiles Hufthier aus dem Eocän Nord-Amerikas.

Caducibranchiaten, geschwänzte Amphibien (Molche), welche nur während der Larvenzeit mit Kiemen, später aber mit Lungen athmen.

Caniden, Geschlecht der hundeartigen Thiere (Hund, Wolf, Fuchs etc.).

Capromys, Ferkelratte (Gruppe der Nagethiere) [Cuba].

Carcharias, eine Haifischform.

Carinaten, Flugvögel, mit Muskelleiste (Carina) auf dem Brustbein.

Casuarius, Casuar, aus der Gruppe der straussenartigen (Lauf-) Vögel (Neuguinea, Ostindien, ostindische Inseln).

Cavia, Meerschweinchen (Gruppe der Subungulaten).

Centrophorus, eine Haifischform.

Cephalaspidae, Panzerganoiden aus den devonischen und obersilurischen Formationen (gehören mit zu den ältesten Fischen).

Ceratodus, Doppelathmer (Dipnoër), Unterordnung: Monopneumones. Queensland.

Ceratophrys, südamerikanische Frosch-Gattung.

Ceratopsidae, Dinosaurier- bezw. Stegosaurier-Gruppe aus der nordamerikanischen Kreide.

Cervus capreolus, Reh.

Cetaceen, Fischsäugethiere, Walthiere.

Chaetodonten, Klippfische aus der Familie der Squamipennes.

Champsosaurus, rhynchocephalenartiges Reptil (fossil) [Kreide und Eocän].

Characiniden, Fischfamilie der Physostomi abdominales.

Chauliodus, Meerfisch aus der Familie der Sternoptychidae.

Chelone, Schildkröte (Chelone midas = Riesenschildkröte).

Chelydra, Schweifschildkröte.

Chelys, Lurchschildkröte.

Chiloscyllium, eine Haifischform.

Chimaeren (Holocephalen), Abtheilung der Selachier.

Chiropteren, Fledermäuse.

Chlamydoselache, niedere Haifischform, zur Gruppe der Notidaaniden gehörig. Die Zähne ähneln denjenigen von Cladodus aus der mittleren devonischen Formation.

Chrysophrys, Goldbrassen, Fisch aus der Gruppe der Sparidae.

Cinosternidae, Klapp-Schildkröten (Amerika).

Clupeiden, Familie der Häringe.

Cnemidophorus, Eidechse aus der Gruppe der Ameividae.

Cobitis, Schlammpeitzger (Familie der Schmerlen).

Coelogenys, südamerikanische Form der Subungulaten (verwandt mit dem Meerschweinchen).

Columbinae, taubenartige Vögel.

Colymbus, Tauchervogel, Seetaucher.

Compsognathus, fossile Reptilienform mit langem Hals; Becken und Hinterfüsse sehr vogelähnlich (gehört zur Ordnung der Dinosauria, U. O. Theropoda). Lithogr. Schiefer von Kelheim.

Coregonus, Felch (Abtheilung der Salmoniden).

Corvus corone, Rabenkrähe.

Coryphodon, eine fossile Hufthierform aus dem nordamerikanischen Eocän.

Crassilinguia, Dickzüngler. Eidechsenformen der wärmeren Gegenden der alten und neuen Welt.

Crossopterygii, quastenflossige Ganoiden mit zwei breiten Kehlplatten, gepanzertem Schädel, finden sich schon im Devon und Carbon. Dahin gehören die recenten Polypteridae.

Cryptobranchus, s. Salamandra maxima, Derotrem Japans, nahe verwandt mit Menopoma.

Cyclodus, ein zu den Scincoideae (Sandechsen) gehöriger Saurier (Neuholland).

Cyclothurus, Untergattung der zu den Edentaten zu rechnenden Gattung Myrmecophaga.

Cygnus, Singschwan.

Cyprinodonten, Zahnkarpfen.

Cyprinoiden, karpfenartige Fische.

Cypselus (Cypselidae), Vogelfamilie aus der Ordnung der Makrochires.

Dactylethra (Dactylethridae), eine Familie der ungeschwänzten Amphibien aus der Gruppe der Aglossa (Afrika).

Dasyprocta (Dasyproctina), gehört in die Unterordnung der Hystrichida und weiterhin zu den Nagern (verwandt mit dem Meerschweinchen).

Dasypus, Gürtelthier, Armadill, Tatu, gehört zu den Edentaten (Südamerika).

Dasyurus (Dasyuridae), Beutelmarder (zu den Raubbeutlern gehörig).

Dendrolagus, Baum-Känguru.

Derotremen, Gruppe der geschwänzten Amphibien mit persistirendem Kiemenloch auf jeder Seite des Halses (in phylogenetischer Beziehung: Mittelformen zwischen Perennibranchiaten und Salamandrinen).

Didelphys, Beutelratte (Amerika).

Dinoceras, eine fossile Hufthierform aus dem nordamerikanischen Eocän.

Dinornis, subfossiler Laufvogel (Strauss). Neuseeland. Bis zu $3^1/_2$ Meter hoch.

Dinosaurier, fossiles Land- und Sumpfreptiliengeschlecht der Secundärperiode, mit langem Halse und langen Hintergliedmassen, die vielfach eine aufrechte Stellung ermöglichten. Fleisch- und Pflanzenfresser; z. Th. kleine, z. Th. ungeheure Thiere.

Discoglossus, Scheibenzüngler. Eine Froschform der Küstenländer des Mittelmeers.

Dromaeus, ein holländischer Strauss.

Echidna, Ameisen-Igel, gehört zu den Kloakenthieren (Monotremen). Neu-Südwales, Vandiemensland.

Edentaten, Ordnung d. Zahnarmen. Bruta.

Egernia, gehört zur Scincoiden-Gattung Cyclodus (Saurier).

Ellipsoglossa, japanischer Molch.

Embiotocoidea = Halconoti, Lippfische. Familie der Gruppe der Pharyngognathi (Unterordnung der Acanthopteri), Westküste von Californien.

Emydura s. Platemys. Schildkröte aus der Familie der Chelididae.

Emys (Emydeen), Sumpfschildkröte.

Enaliosaurier, fossile Meer-Saurier (Ichthyosaurus, Plesiosaurus etc.) der Secundärperiode und auch noch der Kreideformation.

Engraulis (Engraulina), Fischgruppe aus der Familie der Clupeoidei.

Eosaurus, fossiler Enaliosaurier (s. diese), Amerika.

Epicrium, gleichbedeutend mit Ichthyophis (s. dieses).

Erinaceus (europaeus), Igel.

Erythrinen, Fisch-Gattung aus der Familie der Characiniden.

Esox (lucius), Hecht.

Felinen s. Feliden, katzenartige Raubthiere.

Fissilinguia, Spaltzüngler, Gruppe der Reptilien.

Fulica (atra), Blesshuhn (auf Seen und Teichen Europas, Zugvogel).

Gadus (Gadiden), Schellfische (Gruppe der Anacanthini, Weichflossenstrahler).

Galeus, eine Haifischform.

Ganoiden, Schmelzschupper.

Ganocephalen, fossile Amphibienformen aus der Ordnung der Stegocephalen (Carbon).

Gastrosteus, Stichling.

Glires (s. Rodentia), Nagethiere.

Gobio, Grundling, Fisch aus der Gruppe der Karpfen.

Grus (cinerea), Kranich.

Gymnophionen, fusslose Amphibien von walzen-(wurm-)förmiger Körpergestalt. Schleichenlurche. Bewohner der wärmeren und heissen Zone.

Gymnotus (Gymnotiden), Zitteraal, aalähnliche Süsswasserfische aus dem tropischen Südamerika.

Halicore, Dugong, aus der Gruppe der Sirenia oder Seekühe (indischer Ocean).

Halmaturus (s. Macropus), Känguru.

Harengus, Häring.

Hatteria, uralte, primitive Saurierform Neuseelands, welche sich durch eine Menge Besonderheiten von den übrigen Echsen unterscheidet.

Heloderma, Krusteneidechse Amerikas, besitzt Giftzähne.

Hemidactylus, Ascalaboten-(Geckonen-) Form (vergl. diese).

Heptanchus, Haifisch aus der Familie der Notidaniden, mit sieben Kiemenöffnungen.

Hesperornis, Zahnvogel aus der nordamerikan. Kreideformation.

Heterobranchus, eine Form der Welse (Afrika, ostindischer Archipel).

Hexanchus, Haifisch aus der Familie der Notidaniden, mit sechs Kiemenöffnungen.

Hipparion, fossile Form der Equinen (Pliocän der alten Welt).

Holocephalen, Gruppe der Selachier.

Hyaemoschus, artiodactyle Hufthierform aus der Gruppe der Tragulidae.

Hydrochoerus, Wasserschwein. Gruppe der Hufpfötler (Subungulaten).

Hyla (arborea), Laubfrosch.

Hylobates, eine Form der anthropoiden (menschenähnlichen) Affen. Gibbon.

Hyperoodon, eine Form der Zahnwale (Delphinidae).

Hypostoma (Hypostomatina), eine Abtheilung der Welse.

Hypudaeus, aus der Abtheilung der Wühlmäuse (Arvicolidae). (Ordnung der Nager.)

Hystrix, Stachelschwein.

Ichthyophis, gleichbedeutend mit Epicrium, eine Familie der Schleichenlurche.

Ichthyopsiden, Collectiv-Name für Fische, Dipnoër und Amphibien.

Ichthyornis, Zahnvogel aus der Kreideformation Nordamerikas.

Ichthyosaurus s. Enaliosaurier.

Iguana, Leguan, eine Eidechsenform Westindiens und Südamerikas.

Kallichthys, Fisch aus der Gruppe der Welse. Flüsse Südamerikas, welche sich in den atlant. Ocean ergiessen.

Katarrhinen, Affengruppe der Schmalnasen. Auf die östl. Halbkugel beschränkt, deshalb auch Affen der alten Welt genannt.

Labrus (Labriden), Lippfische (Gruppe der Pharyngognathi).

Labyrinthobranchia, Labyrinthfische, welche zu den Acanthopteri (s. diese) gehören. Die Kiemenhöhle steht in Zusammenhang mit einer Nebenhöhle, welche zur Respiration in Beziehung steht.

Labyrinthodonten, Unterordnung der Stegocephalen. Fossile Amphibien aus der Perm-, carbonischen und Triasformation.

Lacerta (Lacertilier), Eidechse.

Lagomorpha s. Leporida, hasenartige Nagethiere.

Lagostomus, Hasenmaus (Südamerika).

Lamellirostres, Entenvögel (Leistenschnäbler).

Lamna (cornubica), Häringshai.

Lemmus, Lemming (Gruppe der Nager).

Lemuren, Familie der Halbaffen (Prosimii). (Madagascar, Afrika, Inseln Südasiens.)

Lepidosteus, gehört zur Gruppe der Knochenganoiden (Nordamerika, Cuba).

Lepus, Hase.

Lophobranchier, Büschelkiemer (eine Ordnung der Knochenfische).

Lutra (vulgaris), Fischotter.

Makrochelys, gehört zur Gruppe der Schildkröten.

Mallotus, gehört zur Gruppe der Salmoniden.

Malopterurus, Zitterwels (Nil).

Manatus, Manati, eine Gattung der Sirenia (s. diese).

Manis (Manidae), Schuppenthiere, zu den Edentaten gehörig. (Afrika, Indien.)

Marsupialier, Beutelthiere.

Menobranchus, Kiemenmolch (Nordamerika).

Menopoma, gehört in die Gruppe der Derotremen (s. diese).

Monitor, Eidechsenform, zur Familie der Varanidae (östliche Halbkugel; warme Zone).

Monotremen, Kloakenthiere, auch schlechthin Schnabelthiere genannt (Süd- und Ostaustralien, Vandiemensland).

Mormyriden, eine für die Süsswasser-Seen des trop. Afrika charakteristische Fisch-Familie).

Muraena Helena, gemeine Muräne (Mittelmeer, atlant. Ocean, Mauritius, Australien).

Muränoiden s. Muräniden, Aale.

Muriden (von Mus), Mäuse und mäuseartige Thiere.

Mustelus, Haifisch.

Myliobatiden, Rochen.

Myomorpha, vergl. Muriden.

Myrmecobius, Spitzbeutler, Ameisenbeutler (West- und Südaustralien).

Myrmecophaga, Ameisenbär, zu den Edentaten gehörig (Südamerika).

Myxinoiden, eine Abtheilung der Cyclostomen (vergl. Petromyzon).

Notidaniden, niedere Haifischfamilie.

Notodelphys, Nototrema, ein Frosch mit einer Bruttasche auf dem Rücken (Venezuela).

Ophidier, Schlangen.

Ornithorhynchus, Schnabelthier (Gruppe der Monotremen).

Orthagoriscus (mola), Sonnenfisch, eine Gattung der Gymnodontes (gemässigte und trop. Meere).

Orycteropus, Erdferkel (Süd- und Mittelafrika). Gehört zur Gruppe der Edentaten.

Osmerus, gehört zur Gruppe der Salmoniden.

Otis (tarda), grosse Trappe (gehört zu den Sumpfvögeln).

Palaeohatteria, fossiles, sehr primitives, mit Hatteria (s. diese) verwandtes Reptil aus der Permformation. Besitzt vielfache Beziehungen zu den Stegocephalen.

Palaeotherium, fossile, tapirähnliche Säugethierform (Unteroligocän von Europa).

Passeres, Sperlingsvögel.

Pediculati, Armflosser (Gruppe der Knochenfische).

Pelobates, Erdfrosch, Krötenfrosch.

Perameles, Beuteldachs (gehört zu den fleischfressenden Beutlern Neuhollands und Amerikas).

Perennibranchiaten, zeitlebens kiemenathmende, geschwänzte Amphibien (Proteus, Siren lacertina, Menobranchus).

Perissodactyli, Unpaarhufer (Equinen).

Petromyzon, gehört zu den Fischen, welche kein eigentliches Kieferskelet besitzen, d. h. zu den Rundmäulern, Cyclostomen.

Phalangista, pflanzenfressender Beutler (Neuholland).

Phascogale, Beutelbilch (aus der Gruppe der Raubbeutler).

Phascolarctos, pflanzenfressender Beutler (Neu-Süd-Wales).

Phascolomys, Wombat, gehört zu den pflanzenfressenden Beutelthieren Neuhollands.

Phoenicopterus, Flamingo (Abtheilung der Lamellirostres).

Phrynosoma, Echsenform (Agamenform) Amerikas.

Phyllodactylus, gehört zur Gruppe der Ascalaboten (s. diese).

Phyllomys, gehört zur Gruppe der Nager.

Pinnipedier, Flossenfüsser, zu welchen das Walross und die Ohrrobben gehören.

Pipa (Pipidae), Familie der ungeschwänzten Amphibien aus der Gruppe der Aglossa (Amerika).

Platydactylus, der gemeine Gecko (vgl. die Ascalaboten).

Platystomidae, Fische aus der Gruppe der Pimelodina (Welse).

Plectognathi, Haftkiefer (Fischgruppe, zu welcher die Gymnodontes und Selerodermi gehören).

Plesiosaurus, vgl. die Enaliosaurier.

Plestiodon, Echsenform aus der Abtheilung der Scincoide.

Plethodon, eine Molchgattung Amerikas.

Pleuracanthus, fossile Ur-Selachier (Carbon, Perm).

Plotosus (Plotosina), Gruppe der Welse.

Podiceps, Unterfamilie der Colymbidae (Seetaucher).

Polyodon, Löffelstör (Mississippi).

Polypterus, gehört zur Gruppe der Knochenganoiden (Nil).

Primaten, höchste Säugethiere (Affen und Mensch).

Pristiurus, Selachier (Hai).

Proboscidea, Rüsselträger.

Prosimier, Halbaffen.

Proterosaurus, fossile Echsenform von rhynchocephalenartigem Charakter (Kupferschiefer von Deutschland).

Proteus, kiemenathmender Molch (Karst-Gebirge).

Protopterus, Doppelathmer (Dipnoër), Unterordnung: Dipneumona. Afrika.

Pseudopus, Scheltopusik, gehört zu den Sauriern (Echsen) und zwar zu den

Brevilinguia. Südosteuropa, Kleinasien, Nordafrika.

Psittacus, Papageien.

Pteraspidae, Panzerganoiden aus den devonischen und obersilurischen Schichten (gehören mit zu den ältesten Fischen).

Pterodactylus, Flugechse (fossil), lithogr. Schiefer von Solenhofen.

Python, Pythonschlange, Riesenschlange der alten Welt.

Quadrupeden, Vierfüssler.

Querder, Larve von Petromyzon (Fische aus der Abtheilung der Cyclostomen).

Rajida, Rochen.

Ranodon, sibirischer Molch.

Raptatores, Raubvögel.

Ratiten, Laufvögel, Strausse.

Rhamphorhynchus, fossile Flugechse aus dem Jura.

Rhea (americana), südamerikanischer Strauss.

Rhinoderma, ungeschwänztes Amphibium aus der Familie der Engystomidae.

Rhinolophus (Rhinolophina), eine Familie der Fledermäuse.

Rodentia, Nager.

Ruminantia, Wiederkäuer.

Salamandrina perspicillata, Brillensalamander (Italien).

Salmoniden, salmartige Fische.

Sarginae, Gruppe der Fischfamilie Sparidae (Meerbrassen).

Saurier, Echsen, Eidechsen.

Sauropsiden, Collectivname für Reptilien und Vögel.

Scarus, Gattung der Labriden (Lippfische).

Scinke, Skinke, Schleichen mit verkümmerten, bezw. unter der Haut versteckten Gliedmassen, z. Th. von Schlangenform.

Sciurus, Eichhörnchen.

Scomber scombrus, gehört zur Gruppe der Makrelen (Seefische).

Scyllium (Scylliiden), Haifisch.

Scymnus, Haifisch.

Selachii, Haifische im weitesten Sinn.

Seps chalcides, gehört zu den Scinken (s. diese).

Serranus, Sägebarsch (Acanthopteri).

Silurus (Siluroiden), Wels, Welse.

Simia troglodytes, Gorilla.

Siredon pisciformis (Axolotl), geschlechtsreif werdende Molch-Larve.

Siren (lacertina), kiemenathmendes, geschwänztes Amphibium (Nordamerika).

Sirenen (Sirenia), Seekühe (pflanzenfressende Fischsäugethiere).

Skaphirhynchus, Störform (Mississippi und Centralasien).

Sorex (Soricidea), Spitzmäuse (Insectenfresser).

Spalax, maulwurfartiges Thier (Nager).

Spatularia, s. Polyodon.

Spelerpes, eine Molchgattung, Südwesteuropa, Nordamerika.

Sphargis, Schildkrötenform.

Spinax (Spinaces), Haifisch.

Squaliden, Haie im engeren Sinne.

Squatina, Meer-Engel, aus der Haifischgruppe der Rhinidae.

Steganopoden, Ruderfüssler, eine Ordnung der Vögel, wohin u. a. der Pelikan, Sula und die Fregattvögel gehören.

Stegocephalen, fossile Amphibien mit wohl entwickeltem Schwanz. Thoracalplatten oder ein Bauchpanzer vorhanden. Schädel nach den Seiten und nach oben durch Deckknochen vollkommen geschlossen.

Stegosaurier, eine Gruppe fossiler Reptilien (Saurier), Jura bis Kreide.

Stenops, gehört zur Gruppe der Lemuren (s. diese).

Sterna, Seeschwalbe.

Struthio, Strauss

Sturionen, Störe.

Symbranchii, s. Symbranchidae, eine Fischfamilie, bei welcher die Kiemenspalten zu einem an der Bauchseite liegenden Schlitze verschmolzen sind.

Syngnathus, Seenadel (gehört zu den Büschelkiemern, eine Ordnung der Knochenfische).

Talpa (europaea), Maulwurf.

Tatusia, hybrida = Dasypus (s. dieses).

Teleosaurus, fossile, gavialartige Crocodilform (Dogger).

Testudo (Testudineen), Schildkröte.

Thylacinus, Beutelwolf.

Thymallus, Fisch aus der Reihe der Salmoniden.

Tillotherium, eine fossile Hufthierform aus dem nordamerikanischen Eocän.

Torpedo (Torpedineen), Rochen.

Trachysaurus, gehört zur Scincoiden-Gattung Cyclodus (Saurier).

Traguliden, Zwerghirsche (Java, Sunda-Inseln).

Triakis, zu der Familie der Carchariidae gehörige Haifisch-Gattung.

Triceratops, ein zur Gruppe der Ceratopsidae gehöriger Dinosaurier (s. diese) aus der nordamerikanischen Kreideformation.

Triconodon, fossile Säugethier-Familie aus dem Jura (Molarzähne dreispitzig).

Trionyx, Schildkröte.

Tritonen, Wassermolche.

Tropidonotus (natrix), Ringelnatter.

Trygon, Stechrochen.

Tupajae, Unterfamilie der Spitzmäuse (Ostindien und benachbarte Inseln).

Tylopoden, Schwielenfüssler (Kameele, Lama, Huanako etc.).

Typhlops, gehört zu den Wurmschlangen.

Ungulata, Hufthiere.

Uromastix (spinipes), zu den Erdagamen gehörige Eidechse (Aegypten).

Ursus, Bär.

Varanus (Varanidae), Waran-Eidechsen (sind auf die östliche Halbkugel beschränkt und repräsentiren die grössten lebenden Saurier nach den Crocodilen).

Würger, Laniidae, eine Vogelfamilie.

Xenacanthus, fällt unter denselben Gesichtspunkt wie Pleuracanthus.

Zoarces, ein zu der Gruppe der Blenniiden gehöriger Fisch (Hartflosser).

Einleitung.

I. Ueber das Wesen und die Bedeutung der vergleichenden Anatomie.

Die „vergleichende Anatomie" hat die Aufgabe, den Bau des Thierkörpers vergleichend zu betrachten und dadurch die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der Thiere, sowie ihren Entwicklungsgang im Individuum und in der Erdgeschichte zu ermitteln. Zu diesem Zweck hat sie die **Ontogenie** und die **Paläontologie** mit in den Kreis ihrer Betrachtung zu ziehen. Erstere befasst sich mit der Entwicklungsgeschichte des Individuums, letztere erstrebt die Kenntniss der untergegangenen Organismen in ihrer geologischen Aufeinanderfolge, d. h. in ihrer Stammesgeschichte (Phylogenie).

Beide Wissenschaften ergänzen sich insofern, als die Ontogenie in ihren einzelnen Etappen eine im Individuum sich vollziehende Wiederholung der Stammesgeschichte darstellen kann. Dabei ist aber wohl im Auge zu behalten, dass jene Wiederholung in vielen Fällen als keine reine (Palingenese) zu betrachten ist, sondern dass häufig genug durch Anpassung erworbene „Fälschungen" mit unterlaufen, welche die ursprünglichen Verhältnisse entweder gar nicht mehr oder doch nur mehr oder weniger verwischt zeigen (Caenogenese). Zwei Factoren sind es, die hierbei eine wichtige Rolle spielen, die Vererbung und die Variationsfähigkeit. Während erstere das conservative, auf die Erhaltung des Bestehenden gerichtete Princip darstellt, resultirt aus der zweiten eine unter dem Einfluss des Wechsels äusserer Verhältnisse stehende Veränderung des Thierkörpers, den wir somit nicht als starr und unveränderlich, sondern gleichsam wie in stetigem Fluss begriffen aufzufassen haben. Die daraus hervorgehenden „Anpassungen" werden dann, sofern sie ihrem Träger von Nutzen sind, wieder auf die Nachkommen vererbt werden und so im Laufe der Erdperioden zu immer weiteren Veränderungen führen. So stehen also Vererbung und Anpassung in steter Wechselwirkung, und wenn wir diese Thatsache in ihrer vollen Bedeutung erfassen, so eröffnet sich uns dadurch nicht nur ein Einblick in die Blutsverwandtschaft der thierischen Organismen im Allgemeinen, sondern wir gewinnen daraus auch ein Verständniss für zahlreiche Organe und Organtheile, die uns in ihrer rückgebildeten, rudimentären Form im fertigen, ausgebildeten Thierkörper einfach unerklärlich sein und bleiben würden.

Eine weitere grosse Rolle in der Anbahnung eines klaren morphologischen Verständnisses spielt die Lehre von den Formelementen, sowie diejenige von den Functionen, d. h. die **Histologie** und **Physiologie**. Indem sich so alle auf den genannten Arbeitsgebieten gewonnenen Resultate gegenseitig ergänzen und zu einem einheitlichen Ganzen durchdringen, entspringt daraus eine helle Leuchte für unsere Kenntniss der thierischen Organisation im Allgemeinen, d. h. der Zoologie im weitesten Sinne.

Die Formelemente, d. h. die Bausteine des Körpers, bestehen im Wesentlichen aus **Zellen** und deren Abkömmlingen, aus **Fasern**. Sie verbinden sich zu **Geweben** und aus diesen bauen sich die **Organe** auf, welch' letztere sich dann weiterhin zu **Organsystemen** vereinigen.

Die Gewebe scheiden sich in folgende vier Hauptklassen:

1) In das **Epithel-** und in das genetisch auf letzteres zurückführbare **Drüsengewebe**;
2) in das **Stützgewebe** (Bindegewebe, Knorpel, Knochen);
3) in das **Muskel-** } Gewebe.
4) in das **Nerven-** }

Auf Grund des physiologischen Verhaltens kann man das Epithel- und das Stützgewebe als passive, das Muskel- und Nervengewebe als active Gewebe bezeichnen.

Unter Organen versteht man gewisse, auf eine bestimmte physiologische Function gerichtete Apparate, wie z. B. die gallenbereitende Leber, die mit dem Gasaustausch betrauten Kiemen und Lungen, das als Blutpumpe functionirende Herz etc.

Die Organsysteme, wie sie der Reihe nach in diesem Buche abgehandelt werden sollen, sind folgende: 1) die äusseren Körperdecken, das sogenannte Integument; 2) das Skelet; 3) die Muskulatur mit den elektrischen Organen; 4) das Nervensystem mit den Sinnesorganen; 5) die Organe der Ernährung, der Athmung, des Kreislaufs, des Harn- und Geschlechtssystems.

II. Entwicklung und Bauplan des Wirbelthierkörpers.

Die im vorigen Abschnitte als Bausteine des Organismus bezeichneten Formelemente, d. h. die Zellen, stammen alle von einer einzigen Urzelle ab, nämlich vom Ei. Dieses bildet also den Ausgangspunkt für den gesammten Thierkörper und soll deshalb seiner fundamentalen Bedeutung wegen hier etwas eingehender besprochen werden. Die sich daran knüpfende Schilderung der Entwicklungsvorgänge kann sich aber, dem Plane dieses Buches entsprechend, natürlicherweise nur in einem ganz allgemeinen Rahmen bewegen.

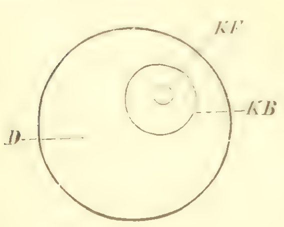


Fig. 1. Das unbefruchtete thierische Ei. *D* Dotter, *KB* Keimbläschen, *KF* Keimfleck.

Das unbefruchtete thierische Ei stellt ein rundliches Bläschen dar, in dessen Innerem man drei verschiedene Theile unterscheidet, den Dotter (Vitellus), das Keimbläschen (Vesicula germinativa) und den Keimfleck (Macula germinativa). Die Aussenhülle des Eies wird von der sog. Dotterhaut (Membrana vitellina) gebildet.

Da das thierische Ei in der soeben geschilderten, ursprünglichen Form den Grundtypus einer **Zelle** darstellt, so haben wir nur die Bezeichnungen zu wechseln, indem wir für Dotter den Namen Protoplasma, für Keimbläschen Kern (Nucleus) und für Keimfleck Kernkörperchen (Nucleolus) setzen [1]). Eine äussere Begrenzungshaut, der Membrana vitellina entsprechend, ist kein integrirender Bestandtheil der Zelle, sie kann sich aber aus einer Verdichtung der Randzone des Protoplasmas differenziren.

Der Dotter besteht aus zwei verschiedenen Substanzen, welche als Bildungsdotter und Nahrungsdotter unterschieden werden. Ihre gegenseitigen Lagebeziehungen im Ei können sehr mannigfache sein und dasselbe gilt auch für ihre Mischungsverhältnisse. Dies ist deshalb von Wichtigkeit, weil der gleich näher zu schildernde Furchungsprocess in der Art und Weise seines Verlaufs dadurch stark beeinflusst wird. Es kann übrigens hierauf jetzt noch nicht näher eingegangen werden und ich muss bezüglich dieses Punktes auf die Lehrbücher über Entwicklungsgeschichte verweisen.

Während das Ei heranreift, gehen in seinem Innern gewisse Veränderungen vor sich, welche es zur Aufnahme des männlichen Zeugungsstoffes vorbereiten. Die dabei sich abspielenden Vorgänge können hier nicht näher verfolgt werden und es mag genügen, auf das Endresultat hinzuweisen. Dieses besteht in der Ausstossung eines Theiles des Keimbläschens, und zwar unter Erscheinungen, wie sie die Zelltheilung begleiten (Karyokinese).

Die Bedeutung dieses Vorganges, der Bildung der sogenannten Richtungskörper, wird von A. Weismann in folgender Weise aufgefasst. Mit O. Hertwig und Strasburger sieht er in dem Chromatin die wichtigste Substanz der Zelle, den materiellen Träger der Entwicklungs-Tendenzen, die Vererbungssubstanz; er stellt sich vor, dass diese Substanz es sei, welche das Wesen einer Zelle, ihre Gestaltung und ihre fernere Entwicklung bestimme, ihr also den Stempel ihrer specifischen Natur aufdrücke, und bezeichnet dieselbe als das „Idioplasma“ der Zelle, oder bei den Keimzellen als das „Keim-Idioplasma“ oder „Keimplasma“.

Seine ersten, noch unvollkommenen Versuche, die merkwürdigen Vorgänge der sog. „Eireifung“ zu erklären, führten doch zu dem richtigen Postulat, dass auch bei der Reifung der männlichen Keimzellen analoge Vorgänge ihren Ablauf nehmen müssen wie beim Ei. Seitdem nun diese Voraussage durch die Beobachtungen O. Hertwig's über die Spermatogenese von Ascaris megalocephala volle Bestätigung gefunden hat, deutet Weismann die Erscheinungen in folgender Weise.

Das Wesentliche der Reifungsvorgänge bei beiderlei Keimzellen be-

[1]) Die Uebereinstimmung zwischen Zelle und Ei erstreckt sich auch auf die feineren, ausserordentlich verwickelten Structurverhältnisse des Protoplasmas und des Kerns resp. des Vitellus und der Vesicula germinativa. Hier wie dort begegnen wir zwei verschiedenen Substanzen, einer Art von Gerüstsubstanz von maschiger Beschaffenheit, dem Spongioplasma oder Chromatin, und einer mehr flüssigen Masse, welche jene maschigen Hohlräume durchdringt, dem Hyaloplasma oder Achromatin. Beide Substanzen sind, je nach verschiedenen physiologischen Zuständen, einem beständigen Wechsel unterworfen, und dies gilt in erster Linie für das Spongioplasma des Kerns, welches bei der Fortpflanzung der Zelle resp. beim Furchungsprocess des Eies eine hochwichtige Rolle zu spielen berufen ist.

steht in einer zweimaligen Theilung der Mutterkeimzellen, von welchen jede mit einer Herabsetzung der Idioplasma-Elemente auf die halbe Zahl verbunden ist; diese Theilungen werden von ihm deshalb als „Reduktionstheilungen" bezeichnet. Das Keimplasma denkt er sich zusammengesetzt aus „Ahnenplasmen" oder „Iden", d. h. aus Vererbungseinheiten, von denen jede die Anlagen sämmtlicher Theile enthält, welche zum Aufbau eines Individuums der betreffenden Art gehören. Diese „Ide" sind aber dennoch nicht ganz gleich, sondern sie unterscheiden sich so, wie ein Individuum sich von einem andern derselben Art unterscheidet, d. h. also durch Verschiedenheiten der individuellen Merkmale.

Wären nun in jeder der beiden bei der Befruchtung sich vereinigenden Keimzellen die volle Zahl von Iden enthalten, welche den väterlichen und den mütterlichen Organismus aufgebaut haben, so müsste sich ihre Zahl durch die Vereinigung von Ei- und Samenzelle verdoppeln und der kindliche Organismus müsste doppelt so viele Ide in seinen Keimzellen, überhaupt in allen seinen Zellen enthalten, als jeder der elterlichen. In jeder folgenden Generation müsste sich die Zahl der Ide noch weiter verdoppeln und so im Laufe der Zeit ins Unbegrenzte anwachsen.

Dies kann nun nicht so sein, und um dies zu verhindern, sind die Reduktionstheilungen der Mutterkeimzellen eingeführt, durch welche die Zahl der Ide auf die Hälfte herabgesetzt wird. Dadurch bleibt sich die Zahl der Ide auf alle Generationen hinaus gleich, indem bei jeder Befruchtung die halbe Idziffer von der Samenzelle und der Eizelle zur ganzen Idziffer der Art sich vervollständigt.

Man sollte nun freilich meinen, dass dazu eine einzige Reduktionstheilung genügte, und dass die zwei, welche thatsächlich beobachtet werden, nicht eine Halbirung, sondern eine Viertelung der Idziffer bewirken müssten. Dem ist indessen deshalb nicht so, weil der ersten Reduktionstheilung eine Verdoppelung der Idzahl vorhergeht. Wir sehen, dass die Zahl der Chromosomen sich verdoppelt, um dann durch die erste Reduktionstheilung auf die Normalziffer, durch die zweite auf die Hälfte derselben herabgesetzt zu werden; mit der Zahl der sichtbaren Chromosomen, oder, wie Weismann sie bezeichnet, „Idanten", wird natürlich auch die der sie zusammensetzenden hypothetischen Ide verdoppelt oder halbirt.

Warum nun die Idziffer zuerst verdoppelt und dann zwei Mal halbirt wird, statt einfach ein Mal halbirt zu werden, das wird von Weismann damit zu erklären gesucht, dass dadurch die Möglichkeit einer sehr verschiedenartigen Zusammensetzung des Keimplasmas bedeutend erhöht werde. Nach seiner Auffassung muss es der Natur darum zu thun sein, eine möglichst grosse, individuelle Ungleichheit der von einem Individuum hervorgebrachten Keimzellen zu erzielen, also eine grosse Mannichfaltigkeit von Idcombinationen, in jeder Keimzelle womöglich eine etwas andere. Dies würde eben durch die doppelte Theilung gewährleistet.

Es würde zu weit führen, dies hier im Einzelnen auseinander zu setzen, man möge dies in Weismann's Schrift „Amphimixis oder die Vermischung der Individuen" Jena 1891 oder in dessen Buch „Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung" Jena 1892 nachsehen. Hier sei nur noch hervorgehoben, dass die Reifungsvorgänge bei den weiblichen Keimzellen insofern etwas anders verlaufen, als bei den männlichen, als die Mutterzelle des Eies sich zwar auch zweimal theilt, aber sehr

ungleich, so zwar, dass daraus nur eine grosse Zelle, das Ei und drei später sich auflösende kleine Zellchen, die sog. „Richtungskörper“ hervorgehen. Die Muttersamenzelle theilt sich gleich und liefert vier völlig gleiche Samenzellen; die drei Richtungskörper des Eies sind also ihrem phyletischen Ursprung nach Abortiv-Eier. Den Grund dieser Einrichtung dürfen wir wohl mit WEISMANN darin sehen, dass es bei der Eizelle darauf ankam, ihr eine möglichst grosse Menge von Nährstoffen, d. h. von Dotter, zu sichern, dass dieser aber durch eine gleiche Theilung der Eimutterzelle auf ein Viertel herabgemindert worden wäre. So bekommen die Richtungszellen gar keinen Dotter und die ganze Masse desselben bleibt dem eigentlichen Ei erhalten.

Wenn man nun auch heute noch nicht mit Sicherheit sagen kann, ob WEISMANN's Theorie in allen Punkten das Richtige getroffen hat, so ist doch nicht zu leugnen, dass sie auf manche, bisher dunkle Punkte der Fortpflanzungslehre Licht in einer Weise wirft, welche vermuthen lässt, sie könne nicht sehr ferne vom Ziel vorbeigeschossen haben. Um nur Einiges anzuführen, so wird durch sie die Thatsache der fast bis zur Identität gesteigerten Aehnlichkeit solcher Zwillinge verständlich, welche aus einem Ei stammen, denn hier ist es genau das gleiche Keimplasma von väterlicher und von mütterlicher Seite, welches beiden Kindern den Ursprung gab. Umgekehrt lässt sich auch leicht verstehen, warum Zwillinge, die aus zwei verschiedenen Eiern stammen, sich niemals so ähnlich sehen, sondern nur den geringeren Grad von Aehnlichkeit besitzen, den Kinder desselben Elternpaares in der Regel aufweisen. Denn es ist klar, dass bei der Halbirung des Keimplasmas, welche in jeder reifen Eizelle einer Mutter ihren Ablauf nimmt, selten oder nie genau die nämliche Combination von Ahnenplasmen ausgestossen, folglich auch selten oder nie im Ei zurückbleiben wird. Das Keimplasma verschiedener Eier derselben Mutter muss deshalb verschieden sein und verschieden veranlagten Kindern den Ursprung geben. So begreift man, warum die Kinder eines menschlichen Elternpaares niemals identisch sind, es seien denn Zwillinge aus einem Ei.

Wie schon früher angedeutet wurde, ist bei der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung die Verschmelzung des männlichen Geschlechtsstoffes, d. h. der **Samenzelle**, mit dem Ei eine unerlässliche Bedingung für die embryonale Entwicklung des letzteren. Die zur Schaffung eines neuen Individuums führende **Befruchtung** beruht also auf einer materiellen Vereinigung der Zeugungsstoffe beider Geschlechter oder genauer ausgedrückt: des **Samenkerns** und **Eikerns**, welche zum **Furchungskern** verschmelzen. Die letzte Ursache der Vererbung beruht somit auf der molecularen Structur der beiden Geschlechtszellen, und jene Structur ist der morphologische Ausdruck des Artcharakters.

Nachdem der Furchungskern gebildet ist, spaltet er sich nach einer kurzen Ruhezeit in zwei gleiche Hälften, welche als zwei neue Centren die Theilung des ganzen Eies in zwei Hälften vorbereiten.

Die definitive Theilung oder, was dasselbe bedeutet, der Beginn des **Furchungsprocesses** geschieht durch Bildung einer Ringfurche, welche tiefer und tiefer einschneidet, bis die Trennung eine vollständige ist.

Damit ist das erste Stadium des Furchungsprocesses vollendet, und indem das zweite sich auf ganz dieselbe Weise einleitet, ist das

Resultat eine Theilung in vier, dann in Folge des immer weiter fortschreitenden Processes in 8, 16, 32 etc. immer kleiner werdende Kugeln, wovon jede ihren eigenen Kern besitzt. Kurz aus dem ursprünglichen, einer einzigen Zelle entsprechenden Ei ist nun eine

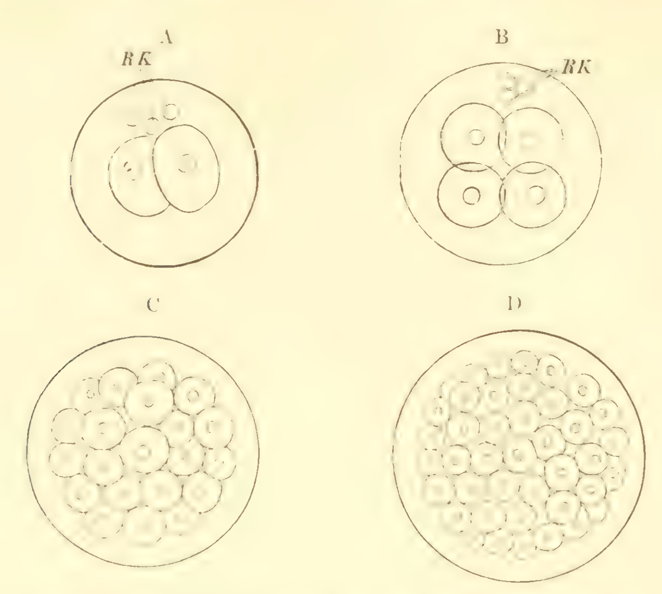


Fig. 2. A Erstes Furchungsstadium. B und C Weitere Furchungsstadien. *RK* Richtungskörper. D Morulastadium.

Vielheit von Zellen geworden, die das Baumaterial des Thierkörpers darstellt und die man wegen ihrer Aehnlichkeit mit einer Maulbeere **Morula** zu nennen pflegt (Fig. 2 *D*).

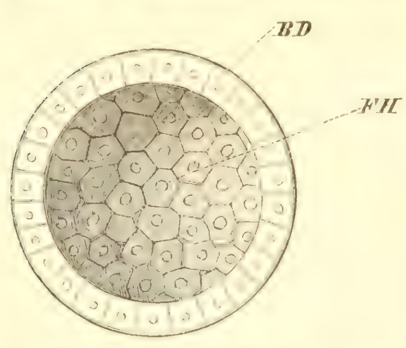


Fig. 3. Blastula. *BD* Blastoderm. *FH* Furchungshöhle.

Indem sich nun im Innern dieser Morula eine mit Flüssigkeit erfüllte Höhle bildet, entsteht die sog. **Keimblase** oder **Blastula**. Die den Hohlraum umschliessenden, peripheren Zellen nennt man die **Keimhaut** oder das **Blastoderm** (Fig. 3 *BD*). Anfangs nur aus einer einzigen Zelllage bestehend, wird das Blastoderm später zwei- und endlich gar dreischichtig. Diese drei Schichten bezeichnet man ihrer Lage nach als das **äussere, mittlere** und **innere Keimblatt**, oder als das **Ektoderm (Epiblast), Mesoderm (Mesoblast)** und **Entoderm (Hypoblast).**

Der oben in seinen Grundzügen geschilderte Furchungsprocess kann nun, wie früher schon erwähnt, auf Grund einer ungleichen Vertheilung des Bildungs- und Nahrungsdotters, beziehungsweise in Folge einer massenhaften Ansammlung des letzteren, gewisse Modificationen seines ursprünglichen Verhaltens erfahren. Dieselben fallen

in den Kreis der caenogenetischen Erscheinungen und finden ihren Ausdruck entweder in einer ungleichmässigen oder gar nur in einer partiellen Furchung. Die äquale, auf das gesammte Ei sich erstreckende Furchung findet sich bei den Säugethieren und unter den übrigen Wirbelthieren (bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium wenigstens) auch bei Amphioxus. Eine inäquale Furchung tritt auf bei weitaus der grössten Zahl der Amphibien[1]), bei Knorpelganoiden und Cyclostomen. Selachier, Knochenfische, Reptilien und Vögel zeigen von Anfang an eine partielle Furchung. Letztere Art stellt die stärkere Modification der äqualen Furchung dar.

Die Frage nach der Entstehung der Keimblätter ist, weil von principieller Bedeutung, eine der brennendsten in der Morphologie, und bis heute ist man hierüber noch zu keinem ganz vollständig befriedigenden Abschluss gelangt. Eines aber lässt sich doch mit Sicherheit behaupten, nämlich das, dass die Eier sämmtlicher Wirbelthiere von der Blastula aus in ein Stadium eintreten oder in früheren Zeiten einmal eingetreten sind, welches man als **Gastrula** bezeichnet. Diese Entwicklungsform kann man sich aus der Blastula so hervorgegangen denken, dass sich die Wand derselben (Fig. 3 *BD*) in sich selbst einstülpt, woraus dann ein Sack mit doppelter Wandung resultirt. Die äussere stellt nach wie vor das Ektoderm dar, welches als Schutz- und Empfindungsorgan fungirt, während die innere, das Entoderm, einen centralen Hohlraum, die primäre Darmhöhle (Archenteron) umschliesst und als assimilirender, verdauender Urdarm zu betrachten ist. Aus dem Ektoderm gehen später das gesammte Nervensystem, die Sinneszellen, die Epidermis mit ihren Derivaten, die Mund- und After-Einstülpung, der orale Theil der Hypophysis cerebri und die Augenlinse hervor[2]), aus dem Entoderm dagegen entstehen die Darmepithelien, die Darmdrüsen, sowie die epithelialen Bestandtheile der Lungen, der Schilddrüse, der Thymus, der Leber und des Pankreas. An der Uebergangsstelle beider Keimblätter ineinander findet sich eine Oeffnung, die man als **Urmund (Blastoporus)** (Fig. 4 *Blp*) bezeichnet.

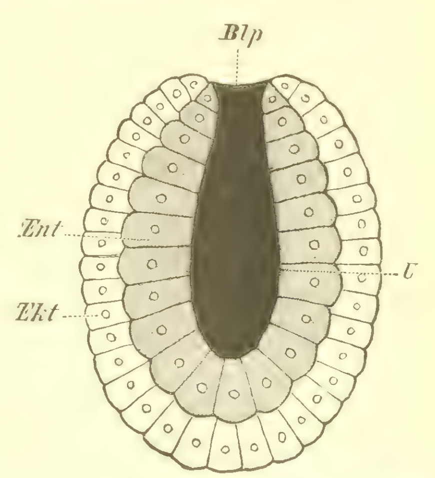


Fig. 4. Gastrula. *Ekt* Ektoderm, *Ent* Entoderm, *Blp* Blastoporus, *U* Urdarmhöhle.

Wenn man sich nun aber auch auf die eben angegebene Weise das Ekto- und Entoderm, d. h. die beiden primären epithelialen

[1]) Die einzige Ausnahme machen die Schleichenlurche (Gymnophionen).

[2]) In wie weit sich das Ektoderm auch am Aufbau des Urogenitalapparates betheiligt (Bildung des Vornierenganges), müssen weitere Untersuchungen lehren. Mit Bestimmtheit wird eine solche Betheiligung für Selachier und gewisse Säugethiere behauptet (vergl. das Capitel über den Urogenitalapparat).

Grenzblätter[1]), ursprünglich entstanden denken kann, so ist damit das Problem der Mesodermbildung noch nicht als vollkommen gelöst zu betrachten. Was bis jetzt darüber ausgesagt werden kann, ist kurz Folgendes: Das Mesoderm ist eine secundäre, phyletisch jüngere Bildung, als die beiden anderen Keimblätter. Es stellt weder bezüglich der Herkunft seiner Zellen, noch bezüglich seines histologischen Baues eine einheitliche Bildung dar und steht schon dadurch zu den eigentlichen „Keimblättern" in bemerkenswerthem Gegensatz. In vielen Punkten an das „Mesenchym" der Wirbellosen erinnernd, nimmt es seine erste Entstehung von jener Stelle aus, wo das Ektoderm und das Entoderm ineinander übergehen, also von der Gegend des Urmundes, oder, was für höhere Vertebraten dasselbe bedeuten will, von der Primitiv-Rinne („Gastrula-Rinne", BONNET) aus[2]). Zwischen den beiden übrigen Keimblättern sich entwickelnd, fällt ihm als eine der ersten und wichtigsten Aufgaben die Bildung von Blutzellen zu; weiterhin entstehen aus ihm das Herz, die Gefässe, die gesammte Stütz- oder Bindesubstanz mit dem Corium, d. h. Bindegewebe, Fettgewebe, Knorpel und Knochen, ferner die serösen Häute, der weitaus grösste Theil des Harn- und Geschlechtsapparates, sowie endlich die Muskulatur.

Ein im mesodermalen Gewebe entstehender grosser Spaltraum zerlegt dasselbe in eine parietale und in eine viscerale Schicht. Erstere bezeichnet man als Hautfaserblatt (Somatopleura), letztere als Darmfaserblatt (Splanchnopleura) (Fig. 5 und 6 *SoP*, *SpP*). Der die beiden Schichten trennende Spaltraum stellt die Körperhöhle, das **Coelom** dar. Das Coelom wird von Epithelien ausgekleidet, welche bei niederen Wirbelthieren Abkömmlinge des inneren Keimblattes darstellen. Bei höheren Wirbelthieren ist das Coelomepithel unzweifelhaft auf das mittlere Keimblatt zurückzuführen, allein trotzdem stimmt dasselbe vielfach mit gewöhnlichem Epithel überein; so können seine Elemente z. B. cylindrische Gestalt annehmen (Keimepithel) oder Wimpern tragen (Bauchhöhle vieler Anamnia), oder gehen drüsenartige Bildungen daraus hervor (viele Theile des Urogenitalapparates).

---

[1]) Dabei ist wohl zu beachten, dass sich jener principielle Unterschied bezüglich der histologischen Differenzirung der einzelnen Keimblätter nicht in der ganzen Thierreihe — und ich habe dabei gewisse Typen der Wirbellosen im Auge — mit derselben Schärfe und Gesetzmässigkeit durchführen lässt.

[2]) Damit soll nicht bestritten sein, dass die Mesodermbildung auch auf andere Stellen, wie z. B. auf die Peripherie des Embryonalschildes, übergreifen kann. Was das sogenannte „Mesenchym" betrifft, so handelt es sich dabei um keinen specifischen Bindegewebsblutkeim im Gegensatz zum epithelialen, durch Seitenbuchten mit dem Urdarm in Verbindung stehenden „Mesoblast". Das Mesenchym stellt vielmehr nur eine Art von Uebergangsgewebe dar, dessen Zellen nicht in epithelialem Verband stehen, und aus dem die verschiedensten, später aufzuzählenden Gewebsarten bindegewebiger, muskulöser und epithelialer Natur (Urogenitalsystem) hervorgehen können.

Nur von diesem Gesichtspunkt aus kann ich mit HEINRICH E. ZIEGLER u. a. den Ausdruck Mesenchym für zulässig erklären.

Bezüglich der ferneren Vorgänge, welche sich bei der Mesodermbildung in der Wirbelthierreihe abspielen, verweise ich auf die lichtvolle Darstellung von HEINRICH E. und F. ZIEGLER (Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Torpedo, Arch. f. mikr. Anat. 39. Bd. 1892), sowie auf die schönen Arbeiten von MITSUKURI über Schildkrötenentwicklung (Journ. of the College of Science, Imp. University, Japan, Vol. IV, V. 1891, 1892).

Der dorsale Bezirk des Mesoderms, welcher rechts und links entlang der Mittellinie liegt, zeigt schon in sehr früher embryonaler Zeit eine Gliederung oder **Segmentirung** in einzelne hinter einander

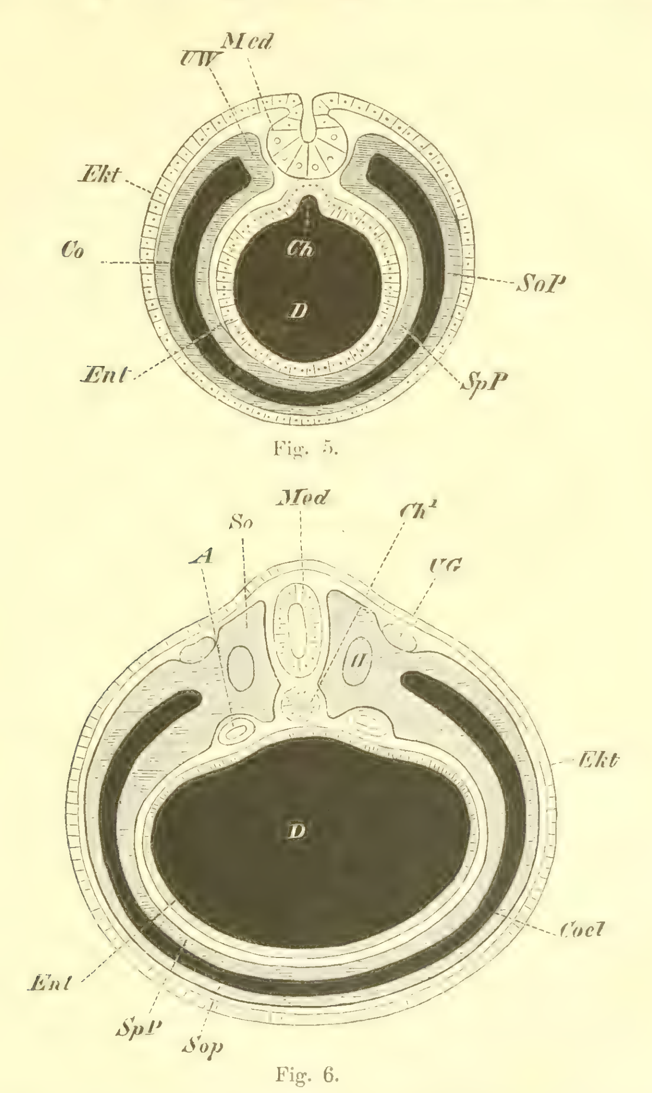


Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 5 und 6. *D* Darm, *Ent* Entoderm, in Fig. 5 bei *Ch* in Wucherung begriffen zur Chordaanlage, *Ch*[1] (Fig. 6) die vom Entoderm abgeschnürte Chorda, *So* Somiten, *UG* Vornieren- resp. Urnierengang, *A* Aorta, *SpP* Splanchnopleura, *SoP* Somatopleura, *Coel* Coelom, *H* Spuren des abgeschnürten Coeloms im Innern der Somiten, *Ekt* Ektoderm, *Med* Medullarrohr, welches in Fig. 5 eben im Begriff steht, sich vom Ektoderm abzuschnüren. In Fig. 6 ist dies bereits geschehen. (Beide Figuren schematisch.)

liegende Abschnitte, welche man als Ursegmente, Urwirbel oder als **Somiten** bezeichnet. Der im Innern derselben befindliche Hohlraum hängt ursprünglich mit dem Archenteron zusammen und

weist so auf eine ursprüngliche Segmentirung der letzteren zurück. Später wird die Verbindung zwischen Archenteron und Somit gelöst (vergl. das Urogenitalsystem). Ich verweise hierbei auf die schematische Fig. 7 **A**, **B**, **C**, **D**, und bemerke dazu, dass der in denselben von Amphioxus dargestellte Bildungsmodus auch durch Petromyzon und die Amphibien gestützt wird. Allerdings sind hier die ursprünglichen Charaktere etwas verwischt, was in erster Linie auf ein anderes Verhalten der Entoderm-Anlage zurückzuführen ist. Bezüglich dieses Punktes muss ich jedoch auf die Specialwerke verweisen.

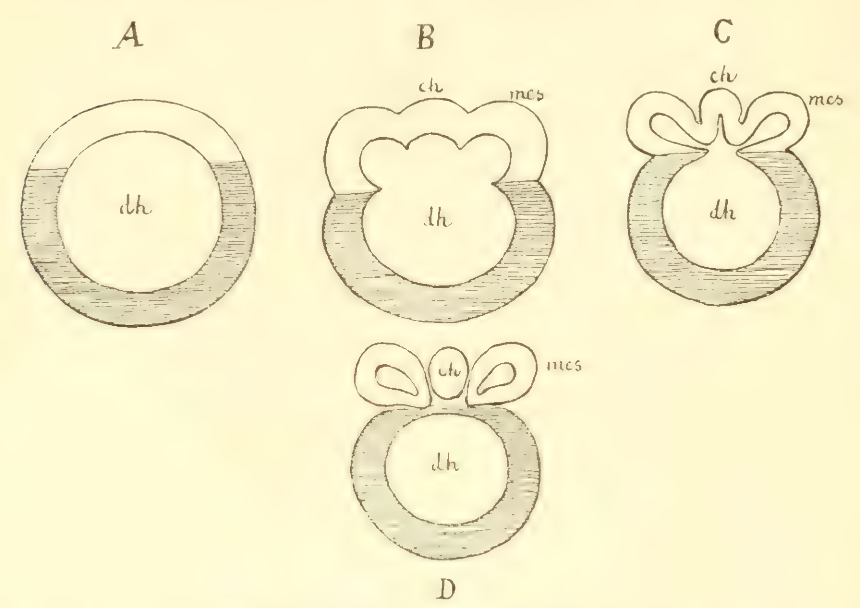


Fig. 7 **A**—**D**. Schematische Durchschnitte des primitiven Entoderms von Amphioxus. **A**—**C** nach Götte. Weiss das dorsale, schraffirt das ventrale (primitive) Entoderm. Aus ersterem gehen die Mesodermsegmente (Somiten) *mes*, sowie die Chorda dorsalis *ch*, aus letzterem die Wände der Urdarmhöhle hervor. Das ganze Entoderm bildet also hier eine vierfach ausgebogene Platte, Fig. **B** und **C**, an welcher man dorsalwärts eine unpaare chordale und eine paarige Somitenbucht unterscheiden kann. Alle drei communiciren anfangs durch breite Pforten mit der Urdarmhöhle (*dh*) (Fig. **B**, **C**), später aber trennen sie sich davon ab, und zwar der Art, dass sich zuerst die beiden Somitenhöhlen röhrenartig abschliessen, wodurch die Chordaplatte dasselbe wiederholt, nachdem sie mit den unter ihr zum definitiven Darmschlauch zusammenwachsenden Rändern des Darmblattes in eine vorübergehende Verbindung getreten ist (Fig. **D**).

Was nun das spätere Schicksal der Somiten betrifft, so stehen sie, wie dies später noch des Genaueren erörtert werden soll, in engster Beziehung zur Bildung des Axenskeletes, der Rumpfmuskulatur und des Urogenitalapparates. In der weiteren Entwicklung des Wirbelthierkörpers macht sich nun die uns von der Gastrula her bekannte Tendenz des Eies, durch Höhlen- und Faltenbildungen Formveränderungen einzugehen, immer mehr geltend, und um letztere in ihrem Zustandekommen verstehen zu können, muss ich etwas weiter ausholen.

In der Regel findet sich in einer gewissen Entwicklungsperiode auf dem dorsalen Pol des Eies eine verdickte scheibenförmige Stelle,

welche sich von der übrigen Eicircumferenz mehr oder weniger deutlich abhebt. Dies ist die sogenannte Area embryonalis, d. h. die eigentliche Leibesanlage, und während nun an ihrem Vorder- und Hinterende, sowie zu beiden Seiten Furchen tiefer und tiefer einschneiden, wird die Abhebung vom Dotter eine immer deutlichere. Die weitere Folge davon ist, dass die Verbindung der Leibesanlage mit dem ventral anhängenden Dottersack, d. h. der Ductus vitello-intestinalis, eine immer grössere Beschränkung erfährt, bis sie endlich nach Verbrauchung des gesammten Dottermateriales gänzlich schwindet (Fig. 8 *Do*, †, Fig. 9 und 10 bei †). Gleichzeitig treten bei höheren Wirbelthieren, nämlich bei Reptilien, Vögeln und Säugethieren, nach aussen von den Stellen, wo wir die Furchen einschneiden sahen, Falten auf, welche man als Kopf-, Schwanz- und Seitenfalten bezeichnet[1]). Diese erheben sich nun höher und höher, und indem sie endlich dorsalwärts mit einander zur Verschmelzung kommen, entsteht daraus ein häutiger, kuppelartig den Embryo überspannender Sack, das sogenannte **Amnion** oder die Schafhaut (Fig. 8 *AF*, Fig. 9 und 10 *A*, *A*, *Ah*, *Ah*). In diesem findet sich später eine Flüssigkeit (Liquor Amnii).

Auf Grund dieses Verhaltens pflegt man die genannten drei höheren Wirbelthierklassen als **Amnioten** den zwei

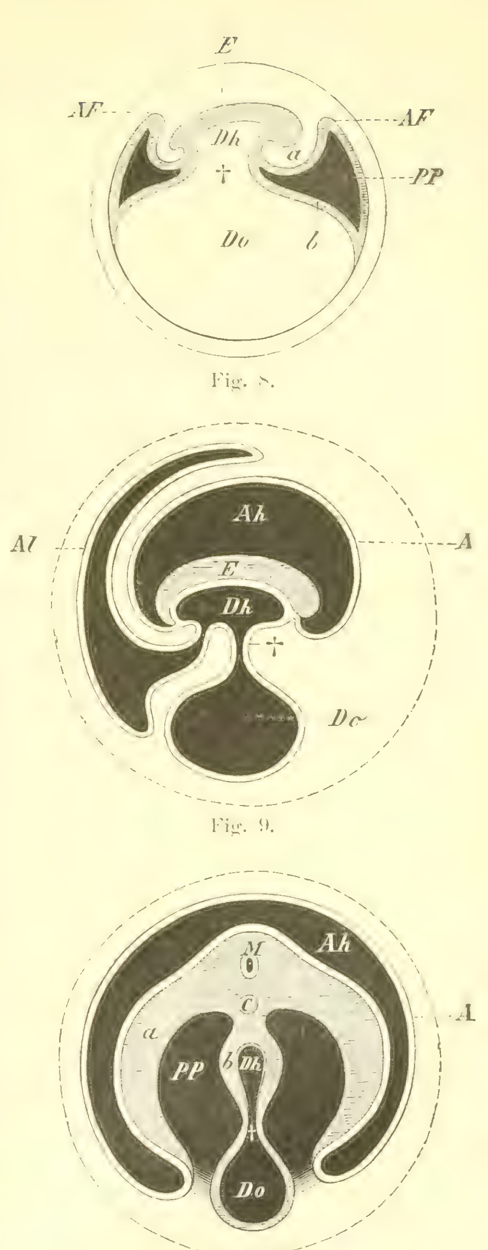


Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 8, 9, 10. Bildung des Körper- und Darmnabels. Schema. Fig. 8 und 9 stellen einen Längs-, Fig. 10 einen Querschnitt dar. *E* Embryo. *Dh* Darmhöhle, *Do* Dottersack, † Ductus vitello-intestinalis. *PP* Pleuro peritoneal-Höhle, *Ah* Amnionhöhle, *AF* Amnionfalte, *A* Amnion, *Al* Allantois, *a* und *b* Somato- und Splanchnopleura, *M* Medulla spinalis, *C* Chorda dorsalis.

[1]) Bezüglich gewisser Modificationen verweise ich auf die Arbeit von K. Mitsukuri „On the foetal membranes of Chelonia“ (Journal of the College of Science, Imp. University, Japan. Vol. IV. Pt. I.).

niederen, d. h. den Fischen und Amphibien, bei welchen es zu keiner Amnionbildung kommt, als den **Anamnia** gegenüberzustellen.

Wenn ich bisher den Dottersack nur als Nahrungsquelle des sich aufbauenden Leibes bezeichnet habe, so muss ich jetzt noch hinzufügen, dass derselbe, in Folge eines auf seiner Oberfläche sich ausbreitenden Gefässnetzes, auch als Athmungsorgan fungirt. Letzteres ist aber, abgesehen von den Mammalia aplacentalia, nur von vorübergehendem Bestande, da sehr frühe schon eine aus dem hinteren

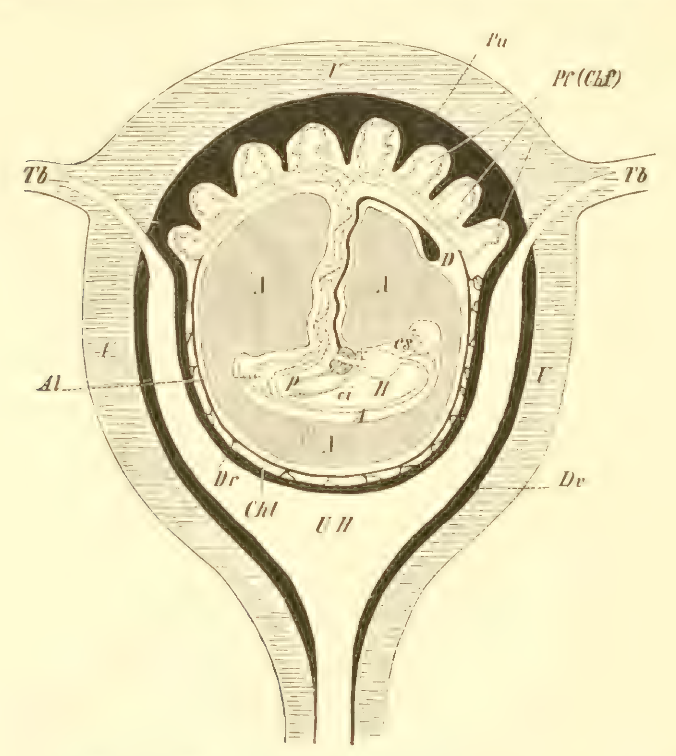


Fig. 11. Schematisches Durchschnittsbild durch den schwangeren Uterus des Menschen. *U* Uterus, *Tb*, *Tb* Tuben, *UH* Uterushöhle, *Dv* Decidua vera, welche bei *Pu* zur Placenta uterina wird, *Dr* Decidua reflexa, *Pf* Placenta foetalis (Chorion frondosum), *Chl* Chorion laeve, *A*, *A* die von einer Flüssigkeit erfüllte Höhle des Amnion. Innerhalb befindet sich der an der Nabelschnur hängende Embryo. *H* Herz, *Ao* Aorta, *ci* und *cs* Vena cava inferior und superior, *p* Vena portarum, *Al* Allantoisarterien (Art umbilicalis), † die von der Vena umbilicalis durchsetzte Leber, *D* das rudimentäre Dotterbläschen.

Darmabschnitt hervorgehende, gefässführende Ausstülpung an dessen Stelle tritt. Dieses neue Respirationsorgan, welches auch zur Aufnahme des Urnierenexcretes dient („embryonaler Harnsack"), wird **Allantois** genannt. Anfangs nur von geringem Umfange, dehnt es sich bald mehr und mehr aus und umwächst den Embryo als schlauchartig gestaltete Blase, welche sich — den Gasaustausch vermittelnd — der Eischalen-Innenfläche eng anlegt. Später, wann sich die Embryonal-Entwicklung ihrem Abschluss nähert, geht die Allantois eine allmähliche Rückbildung ein. An ihrem proximalen, schlauchartigen Ende, d. h.

noch im Bereich der Cloake[1]), entsteht die **Harnblase (Vesica urinaria)**.

Das Thier verlässt nun das Ei und bedient sich, unter gleichzeitigem Wechsel der Circulations-Verhältnisse des Blutes, seiner Kiemen (Fische und Amphibien resp. deren Larven) oder gleich seiner Lungen (Amnioten) als neuer Respirationsorgane.

Die eben geschilderten Verhältnisse, welche in einem späteren Capitel, das von den Beziehungen zwischen Mutter und Frucht handeln wird, eine weitere Ausführung erfahren werden, gelten für die Embryonen der unterhalb der Mammalia stehenden Vertebraten, ja sie finden auch noch auf die zwei niedersten Gruppen der Säugethiere (Monotremen und Marsupialier ihre Anwendung. Bei der übrigen, weitaus grösseren Zahl der Mammalia, kommt es, nachdem die obgenannten Entwicklungsstadien durchlaufen sind, noch zu einer Blutverbindung zwischen Mutter und Frucht. Es wachsen nämlich, wie dies später noch genauer ausgeführt werden wird, Gefässe des Foetus in das Gewebe der Gebärmutter hinein, treten dort zum Blutsystem der Mutter in die allerinnigste Beziehung und vermitteln so die Ernährung und die Respiration der Frucht. Man stellt daher die Säugethiere als **Mammalia placentalia** den **M. aplacentalia** (Monotremen, Marsupialia) gegenüber.

Zur weiteren Schilderung des Aufbaues des Thierkörpers ist vor Allem hervorzuheben, dass einstweilen, in Folge weiterer Faltungs- und Abschnürungsprocesse, das **Neuralrohr**, das **Visceralrohr** und die zwischen beide sich einschiebende, oben schon erwähnte **Rückensaite** (Chorda dorsalis) aufgetreten sind. Alle drei Gebilde liegen streng median, genau in der Längsachse des Körpers, was zur Folge hat, dass letzterer sowohl im Median- wie im Querschnitt jene zwei, durch die Chorda von einander geschiedenen Röhren und zugleich einen bilateral symmetrischen Aufbau erkennen lässt (Fig. 12).

Das Neuralrohr umschliesst das Rückenmark und das Gehirn, welche beide als centrales Nervensystem dem peripheren gegenübergestellt werden. Das Visceralrohr (Coelom), welches später durch die in den fleischigen Leibesdecken entstehenden Rippen eine weitere Festigung erfährt, enthält die Eingeweide. Die Rippen, welche elastische, bogenförmig verlaufende Spangen darstellen, stehen mit der auf Grundlage der Chorda dorsalis sich aufbauenden knorpeligen oder knöchernen Wirbelsäule in Gelenkverbindung, und eine grössere oder geringere Zahl derselben kann in der ventralen Mittellinie das sogenannte Brustbein erreichen, wodurch die Ringform des beiderseitigen Rippenbogens eine vollständige wird.

Das sich erweiternde Vorderende des Neural- und Visceralrohres tritt dadurch in nächste Beziehung zur Aussenwelt, dass sich im Bereich des ersteren das Gehirn und die höheren Sinnesorgane, d. h. der Sitz der höheren geistigen Functionen, des Intellectes, in letzterem gewisse Vorrichtungen zur Nahrungsaufnahme und Athmung entwickeln.

Man bezeichnet diesen Körperabschnitt als den Kopf, an welchen sich weiter nach hinten der Hals und Rumpf anschliessen. In den hinteren Bereich des letzteren fallen die Ausführungsgänge des Darmes

[1]) Auf diese, erst in jüngster Zeit durch F. Keibel festgestellte Thatsache komme ich später im Capitel über das Urogenitalsystem noch einmal zurück.

und des Urogenitalapparates. Der hinterste, keine Leibeshöhle mehr umschliessende Körperabschnitt führt den Namen Schwanz[1]). Hals und Rumpf fasst man als Stamm zusammen und stellt ihm die von ihm auswachsenden Gliedmaassen als Appendiculär-Organe gegenüber.

Aus der obigen Darstellung, in welcher ich den Aufbau des Vertebraten-Körpers in seinen Grundzügen klar zu legen versucht habe, erhellt, dass in einer gewissen Entwicklungsperiode desselben ein deutlicher Zerfall in gleichmässige Segmente, die man als **Somiten** bezeichnet, auftritt.

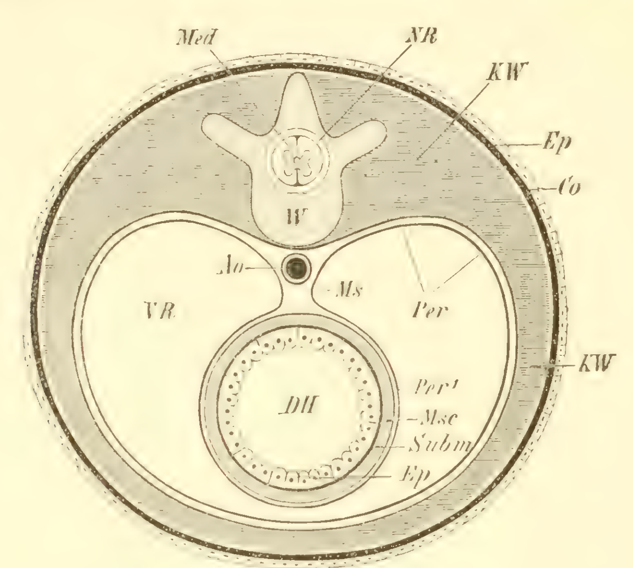


Fig 12. Querschnitt durch den Wirbelthierkörper, schematisch. *W* Wirbelsäule, welche die Neuralröhre *NR* bildet. In dieser liegt das Rückenmark (*Med*) mit seiner peripheren, weissen und seiner centralen, grauen Substanz. *Ep* Epidermis, *Co* Corium oder Cutis, *KW* Körperwand (Somatopleura), *VR* Visceralröhre, vom Peritoneum (Serosa) *Per* ausgekleidet. Dieses sogenannte Peritoneum parietale erzeugt bei *Ms* (Mesenterium) eine in die Visceralröhre einspringende Falte, welche als Peritoneum viscerale (*Per*[1]) das Darmrohr umschliesst, *DH* Darmhöhle, von einem Epithel *Ep* ausgekleidet. Auswärts davon liegt die Submucosa (*Subm*) und nach aussen von dieser die Muskulatur des Darmes (*Msc*). *Ao* Aorta.

Anknüpfend daran werde ich im Folgenden eine Uebersicht über die aus den Mesodermsegmenten entstehenden Organe geben und dabei nach dem Vorgange J. W. van Wijhe's die Selachier zu Grunde legen. Nach dem genannten Autor kann man an jedem Ursegment oder Somiten, in dorso-ventraler Richtung fortschreitend, drei Abschnitte unterscheiden: ein Epimer, Mesomer und Hypomer (Fig. 13 A, B).

Die Metamerenbildung erstreckt sich mit andern Worten bei Embryonen niederer Wirbelthiere (vergl. hierüber auch die Arbeiten von Hatschek und Boveri über den Amphioxus) tiefer ventralwärts

[1]) Es wird im Capitel über die Wirbelsäule noch genauer ausgeführt werden, was man unter dem „Schwanz" zu verstehen hat.

herab, als man bisher auf Grund der Beobachtungen bei Amnioten anzunehmen gewohnt war, d. h. sie schliesst ventralwärts nicht ab mit der Myotomenplatte im engeren (früheren) Sinne, sondern erstreckt sich auch noch auf die zwischen Myotomen- und Seitenplatte liegende Mittelzone (Mittelplatte), sowie auch noch auf einen kleinen, dorsalen Theil der Seitenplatte. Letzterer entspricht also dem Hypomer (Fig. 13 A, B) (vergl. Fig. 351 des Urogenitalsystems).

Von einem Procoelom kann man reden, wenn sich das Coelom noch in die Somitenhöhlen fortsetzt. Dasselbe wird von dem parietalen (Somatopleura) und dem visceralen Blatt (Splanchnopleura) des Mesoderms begrenzt. Im oralen, aboralen und im dorsalen Theil je eines Somiten gehen beide Blätter ineinander über. Coelom ist dem allgemeinen Gebrauch entsprechend, die Höhle in der Seitenplatte; da wo es sich in das Myotom und Mesomer fortsetzt, kann man von einem Myocoelom und Mesocoelom sprechen.

Im Lauf der Entwicklung schnüren sich die Epimeren, aus welchen nur die Myotome und spärliche Mesenchymzellen entstehen, von den Mesomeren ab.

Aus je einem Mesomer (d. h. von seiner Innenwand aus) entsteht ein Sklerotom und, mit Ausnahme der vordersten, auch ein Nephrotom, d. h. ein segmentaler Abschnitt des Mesonephros-epithels. Eine kleine, bald wieder verschwindende Ausstülpung des Procoeloms setzt sich in die Sklerotome bei ihrem ersten Auftreten fort. Aus einem Theil der Hypomeren entsteht je ein segmentaler Abschnitt des Pronephros-Epithels (Pronephrotom), und aus mehr nach hinten (caudalwärts) liegenden Hypomeren je ein Gonotom, d. h. ein segmentaler Abschnitt der Geschlechtsdrüse[1]).

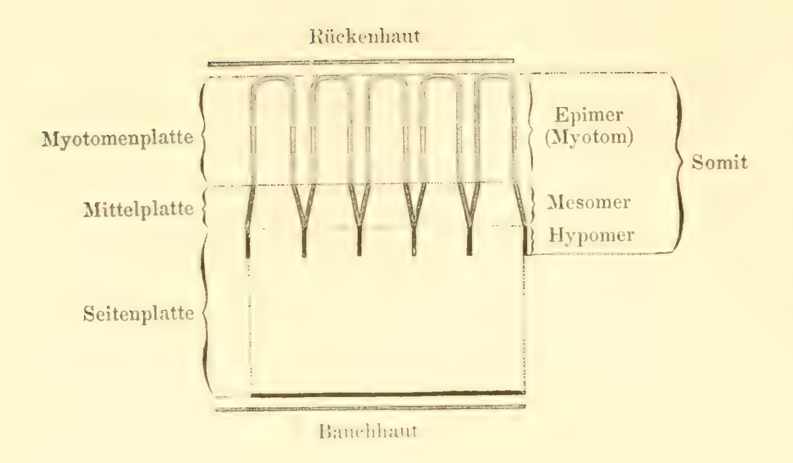
An den Myotomen, Nephrotomen und Gonotomen betheiligen sich beide Grenzblätter (Somato- und Splanchnopleura) des Procoeloms, an den Sklerotomen nur die Splanchnopleura, an den Pronephrotomen dagegen nur die Somatopleura.

Das Procoelom, welches bis zum Gipfel des Myotoms reicht, ist im Bereich des Meso- und Hypomers blasenartig aufgetrieben („Segmentalbläschen"). Die ventrale Myotomgrenze fällt mit der Chorda zusammen. Zwischen Myotom und Medulla spinalis dringt das Sklerotom ein (Fig. 13 D, und Fig. 351), doch wird der Contact zwischen beiden offenbar nie ganz gelöst, da sich mit dem Eindringen des Sklerotoms auch bereits die ventrale Spinalnervenwurzel auszieht. Der Nerv ist also ab origine bei seinem Muskelcomplexe.

Auf Fig. 13 E sind die Anschwellungen der Segmentalbläschen geschwunden, der Vornierengang (um diese Zeit noch solid) ist von der Epidermis abgeschnürt und zwischen beiden wächst das Myotom hinunter. Dasselbe steht im Begriffe, sich von dem Mesomer zu trennen (in Fig 13 F ist dieser Process bereits vollzogen). — Die Myotome umgreifen jetzt immer mehr das Medullarrohr und die äussere Wandung der Leibeshöhle, sind aber durch eine Mesenchymschicht von beiden getrennt. Die Somatopleura des Myotoms giebt, wie Fig. 13 F zeigt. Mesenchymzellen ab, während das untere Ende des Myotoms in die „Seitenleiste" (*sl*) des Mesenchyms eintaucht. Diese Seitenleiste tritt

---

[1]) Bezüglich der Gonotomenanlagen, welche bei sehr frühen Embryonalstufen der Selachier nach Rückert, sowie bei Amphioxus nach Boveri noch in den Bereich der Ursegmente fallen, verweise ich auf das Capitel über das Urogenitalsystem.



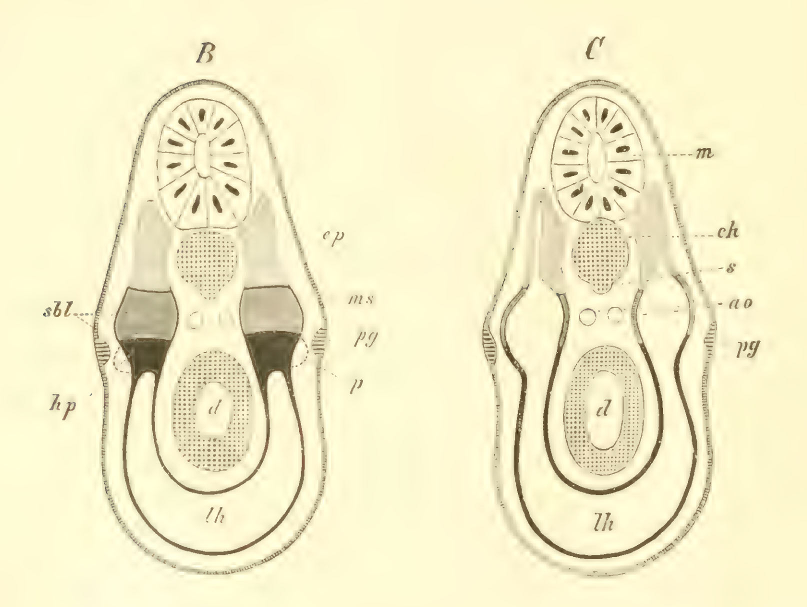
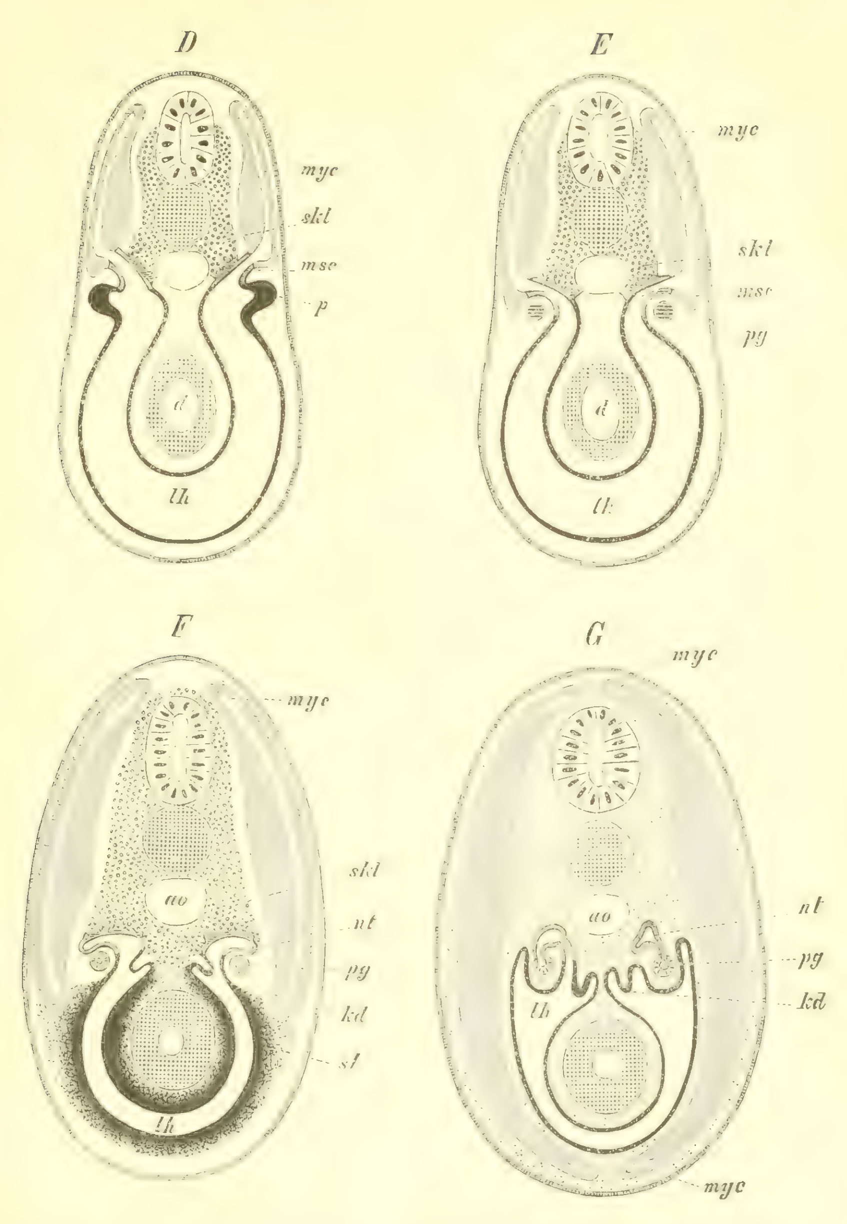


Fig. 13 A—G. Schemata zur Verdeutlichung der Entwicklung der hauptsächlichsten Producte des Mesoderms. Nach J. W. van Wijhe. Allgemein giltige Bezeichnungen: *ao* Aorta, *ch* Chorda, *d* Darm, *ep* Epimer (Myotom), *hp* Hypomer, *kd* Keimdrüse, *lh* Leibeshöhle, *m* Medullarrohr, *ms* Mesomer, *msc* Mesocoelom, *mys* Myocoelom, *nt* Nephrotom oder Anlage desselben, *p* Pronephros, *pg* Pronephrosgang, *s* subchordaler Strang, *sbl* Segmentalbläschen, *skl* Sklerotom, *sl* Seitenleiste des Mesenchyms. Fig. **A** Sagittalschnitt durch fünf Segmente eines Embryos mit Procoelom. Fig. **B** und **C** Querschnitte durch einen Embryo, welcher noch im



Besitze von „Segmentalbläschen" ist. Der Schnitt **B** ist durch die vordere oder hintere Wand eines Somites, der Schnitt **C** durch die Höhle eines solchen geführt. Fig. **D** und **E** Querschnitte durch einen Embryo, bei welchem die Myotome im Begriffe stehen, sich von den Mesomeren abzuschnüren. Der Schnitt **D** geht durch die Region der Vorniere, **E** liegt hinter derselben. Fig. **F** Querschnitt durch einen Embryo, bei welchem die Myotome noch nicht lange abgeschnürt sind. Fig. **G** Querschnitt durch einen Embryo, bei welchem die Myotome dorsal- und ventralwärts gerade ihre grösste Ausdehnung erreicht haben.

an einer beschränkten Stelle der Somatopleura auf und entwickelt sich von vorne nach hinten. Sie ist anfangs zweischichtig, während die Somatopleura ventral- und dorsalwärts von ihr nur aus einer einzigen Zellschicht besteht. Bald wächst sie aber in die Dicke und beide Schichten verwachsen miteinander, während die Myotome in dieselben hineinwuchern. Nun sind sie nicht mehr als gesonderte Zellwucherungen zu erkennen, da sie mit dem Mesenchym der Sklerotome und demjenigen von der Aussenwand der Myotome stammenden verschmelzen. Auch die Gliedmaassen erhalten ihr Mesenchym hauptsächlich von dieser Leiste.

In Fig. 13, G nähern sich die Verhältnisse denjenigen des erwachsenen Thieres. Bezüglich der einzelnen Verhältnisse kann ich auf die Figurenerklärung verweisen.

Nach dieser Abschweifung, welche ein specielleres Eintreten auf die betreffenden Entwicklungsvorgänge als durchaus nothwendig erscheinen liess, kehre ich zu dem auf pag. 9 verlassenen Thema, d. h. zu der Gliederung des Wirbelthierkörpers, zurück.

Es war bereits von einem Zerfall in gleichmässige Segmente, die man als Urwirbel oder Somiten bezeichnet, die Rede, ebenso wurde schon im Vorstehenden auf eine segmentale Anlage der Muskelplatten und Harndrüsen hingewiesen. Auf diese Urgliederung folgt nun in einem späteren Embryonalstadium eine zweite Gliederung, welche sich im Bau der Wirbelsäule, der Rippen, in der Anordnung der Nervenwurzeln, der späteren Intercostalmuskeln, der kurzen Rückenmuskeln etc. ausspricht.

Diese sekundäre Gliederung ist ein höchst bedeutsamer Vorgang, allein er tritt, wenn es sich um die Lösung phylogenetischer Probleme handelt, jener Urgliederung der embryonalen Stammzone gegenüber an Bedeutung weit zurück. In dieser liegt der Hinweis auf eine sehr alte, segmentirte Ahnform. Allein es ist dabei nicht ausser Acht zu lassen, dass die Somitengliederung sich nicht in einem der uralten primären, sondern in dem erst secundär erworbenen, mittleren Keimblatt abspielt, während die allerersten, aus dem Ektoderm und Entoderm sich differenzirenden Organanlagen (Medullar- und Darmrohr) in ihrem ursprünglichen Auftreten keine Spur einer Gliederung erkennen lassen. Auf Grund davon muss man annehmen, dass eine anfangs ungegliederte Urform unter dem Einfluss des Muskelsystems allmählich gegliedert wurde. Erst später traten dann, im Interesse günstigerer Ursprungs- und Ansatzpunkte, Skelettheile hinzu, welche zugleich ihre stützende und schützende Wirkung auszuüben im Stande waren.

Auf weitere Betrachtungen über die Urgeschichte der heutigen Wirbelthiere einzugehen, ist hier nicht der Ort, und es soll genügen, nur jenen kurzen Ausblick in eine graue Vorzeit eröffnet zu haben, für deren Aufhellung, wie dies in der Natur der Sache liegt, von Seiten der Paläontologie Nichts zu erwarten ist.

In richtiger Erkenntniss dieser Thatsache hat man von der vergleichenden Entwicklungsgeschichte Aufschluss erheischt, und sie sollte, wie ich dies schon anfangs erörtert habe, in jener Hinsicht ergänzend eintreten. Wenn nun auch nicht zu leugnen ist, dass sich dieses Arbeitsgebiet als ein äusserst fruchtbares erwiesen hat, so sind die Resultate, ganz abgesehen von Verwischungen ursprünglicher Verhältnisse (caenogenetische Erscheinungen), doch noch lange nicht ausreichend, um einen klaren Einblick und eine einheitliche Auffassung zu erzielen. Mit der Anhäufung des wissenschaftlichen

Materials wuchs vielmehr der Widerstreit der Meinungen, und von einer Wiedergabe derselben muss ich hier ebenfalls absehen. Trotz alledem steht aber Eines fest, und das ist der innerliche, auf die Blutsverwandtschaft sich gründende Connex zwischen den beiden grossen Gruppen der thierischen Organismen, den Wirbellosen und Wirbelthieren, mögen nun die verbindenden Zwischenformen beschaffen gewesen sein, wie sie wollen.

Die systematische Zoologie hat auf Grund der verwandtschaftlichen Beziehungen der Thiere zu einander dieselben in gewisse Abtheilungen und Unterabtheilungen gebracht, die man als Klassen, Ordnungen, Unterordnungen, Familien, Gattungen und Arten bezeichnet. Es mag am Platze sein, die Hauptvertreter der grösseren Gruppen, soweit sie sich auf die jetztlebenden Wirbelthiere beziehen, kurz zu betrachten.

I. **Acrania** (Lanzettfische)
Amphioxus.

II. **Craniota**

A) **Anamnia** (ohne Amnion)

Ichthyopsiden

1) Pisces:
Cyclostomata (Saug- und Rundmäuler) [Myxinoiden und Petromyzonten]
Selachii, a) Squalida (Haie), b) Rajida (Rochen), c) Chimaeren (Holocephala)
Ganoidei (Knorpel- und Knochenganoiden Chondrostei und Holostei)
Teleostei (Physostomi (mit offenem —) und Aphysostomi (mit geschlossenem Verbindungsgang zwischen Vorderdarm und Schwimmblase).

2) Dipnoi:
[Monopneumones (Ceratodus) und Dipneumones (Protopterus und Lepidosiren).]

3) Amphibia:
Urodela oder ungeschwänzte Amphibien (Perennibranchiata, Derotremata, Salamandrina)
Gymnophiona (fusslose Schleichenlurche)
Anura oder ungeschwänzte Amphibien (Frösche, Kröten).

B) **Amniota** (Vertebraten, welche während der Fötalzeit ein Amnion entwickeln).

Sauropsiden

1) Reptilia:
Saurier (Echsen)
Ophidier (Schlangen)
Chelonier (Schildkröten)
Krokodile.

2) Aves:
Ratitae (Laufvögel)
Carinatae (Flugvögel).

Mammalia

1) Aplacentalia:
a) Ornithodelphia (Kloakenthiere oder Monotremata, ovipar, Ornithorhynchus und Echidna)
b) Didelphia (Marsupialia, Beutelthiere).

2) Placentalia:
Edentata, Sirenia, Cetacea, Ungulata, Hyracoidea, Proboscidea, Rodentia, Chiroptera, Insectivora, Carnivora, Lemuroidea, Primates.

Die allmähliche Entwicklung der Wirbelthiere auf der Erde, graphisch dargestellt nach H. Credner.

Fische	Amphibien und Reptilien	Vögel	Säuger	Mensch	Periode	Formation
					des Dominirens der Warmblüter, vorzüglich des Menschen	Alluvium
					des Dominirens der Säugethiere, der erste Mensch	Diluvium Tertiär
					des Maximums der Entwicklung der Reptilien, die ersten Vögel und Säugethiere	Kreide, Jura, Trias
					Die ersten Amphibien und Reptilien	Dyas, Carbonische Formation
					ziemlich zahlreiche Fische (Panzerganoiden)	Devon'sche Formation
					Die ersten vereinzelten Fische	Silurische Formation
						Huronische Formation
						Laurentische Formation

Specieller Theil.

A. Integument.

Die **äussere Haut** besteht aus einer oberflächlichen, ektodermalen und aus einer tiefen, mesodermalen Schicht. Erstere ist die **Epidermis** (Oberhaut), letztere das **Corium** (Lederhaut oder Cutis). Vom Corium grenzt sich das sogenannte Unterhautbindegewebe in der Regel nicht scharf ab, sondern beide gehen oft ganz allmählich ineinander über. Während nun die Epidermis stets nur aus Zellen besteht, finden sich in der Cutis vorzugsweise Fasern von bindegewebiger, elastischer und contractiler Natur. Knochenbildungen finden sich stets nur im Corium, und auch Gefässe und Drüsen überschreiten dasselbe gegen die Epidermis hin nur in seltenen Fällen, wenn sie auch, was speciell die Drüsen anbelangt, genetisch auf die Epidermis zu beziehen und mit ihren Ausführungsgängen meist im Bereich derselben zu suchen sind. Nerven liegen sowohl in der corialen wie in der epidermalen Schicht, und dasselbe gilt für Farbzellen bezw. freies Pigment.

Aus dem Mitgetheilten erhellt schon zur Genüge, dass sich die Haut durch eine ausserordentliche Vielseitigkeit nach der morphologischen, wie nach der physiologischen Seite hin auszeichnet, und das kann auch nicht befremden, wenn man ihre periphere, den äusseren, modificirenden Einflüssen sehr zugängliche Lage in Erwägung zieht.

An der Epidermis unterscheidet man ganz allgemein eine oberflächliche, aus verhornenden Zellen bestehende Schicht (Stratum corneum, Hornschicht), sowie eine tiefere, aus weichen, saftreichen Zellen sich aufbauende Lage (Stratum Malpighii, Schleimschicht). Letztere fungirt als Matrix, d. h. sie sorgt für immerwährende Regeneration der an ihrer freien Oberfläche einem stetigen Abschilferungsprocess unterliegenden Hornschicht. Von der Epidermis nehmen alle Cuticularbildungen und Hautdrüsen, sowie alle jene Organe ihren Ausgang, welche man als Epidermisgebilde bezeichnet, also die Warzen, Haare, Borsten, Federn, Nägel, Klauen, Hufe etc. Auch die letzten Endapparate der Sinnesorgane, sowie die Augenlinse sind aus einer Differenzirung von Epidermiszellen hervorgegangen zu denken. Finden wir viele dieser Organe später in bestimmten Beziehungen zum Corium, so sind diese stets als secundär erworben zu betrachten. Andere typische Elemente der Oberhaut sind eingewanderte Leukocyten und

Bindegewebszellen. Ebendahin gehören auch die Pigmentzellen, resp. das freie Pigment[1]).

Wasserbewohnende Thiere besitzen im Allgemeinen eine dünnere, imbibitionsfähigere Hornschicht als Landthiere, welche meist grösseren mechanischen Schädlichkeiten ausgesetzt sind. Ferner sei noch erwähnt, dass die Bindegewebsbündel des Coriums bei Fischen, Amphibien und Reptilien insofern eine typische Anordnung zeigen, als wagrechte Züge mit senkrechten regelmässig abwechseln. Im Gegensatz dazu ist ihre Anordnung bei Vögeln und Säugern regellos, d. h. die Fasern sind dichter verfilzt.

Fische und Dipnoër.

Bei dem Lanzettfisch, dem Amphioxus, findet sich im Larvenstadium (Gastrula) auf der freien Epidermisfläche ein Wimperkleid, das wir unzweifelhaft als ein Erbstück von wirbellosen Vorfahren zu betrachten haben. Vielleicht ist der gestrichelte Cuticularsaum, wie er bei zahlreichen anderen Fischen, z. B. bei Cyclostomen, Teleostiern, Dipnoërn und, wie ich gleich hinzusetzen will, auch noch bei Amphibienlarven, an der obersten Epidermislage vorkommt, in demselben Sinne zu deuten. (Fig. 14.) Nach auswärts vom Cuticularsaum liegt übrigens bei Amphioxus wie bei den übrigen Fischen noch eine homogene Cuticula (Leydig-Wolff).

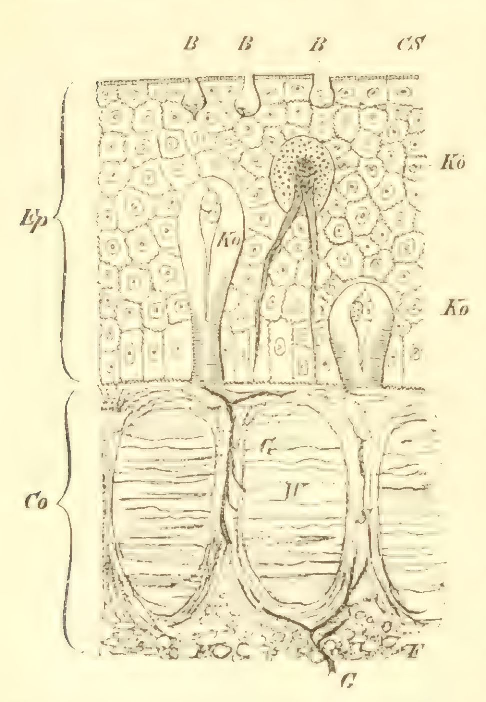


Fig. 14. Durchschnitt durch die Fischhaut, combinirtes Bild. *Ep* Epidermis, *C* Corium, *F* Subcutanes Fett, *CS* Cuticularsaum, *B*, *B* Schleimzellen, *Ko* Kolbenzellen, *Kö* Körnerzellen, *G* Gefässe, welche in den senkrechten Bindegewebslagen (*S*) des Coriums aufsteigen, *W* Wagrechte Züge des letzteren.

Zwischen den eigentlichen Epithelzellen treten bei Amphioxus und den Cyclostomen hohe cylindrische, mit starren Borsten versehene Sinneszellen auf. Doch werden uns diese, sowie ähnliche, zu complicirteren Apparaten vereinigte Elemente erst später, bei der Lehre von den Sinnesorganen, wieder beschäftigen. Erwähnt soll hier nur werden der von G. Retzius

[1]) Das Pigment, ein Excretionsproduct des Thierkörpers, entstammt zum grossen Theil den Zerfallsproducten der rothen Blutkörperchen und wird, wie es scheint, in der Regel durch Leukocyten aus dem Corium zwischen und in die Zellen der Epidermis transportirt. Dies findet stets statt an den Stellen des geringsten Widerstandes, die sich in sehr vielen Geweben als gegen das Epithel vorspringende Bindegewebszüge ergeben (Aeby, List, Kölliker).

bei Myxine glutinosa nachgewiesene periphere subcutane Nervenplexus. Aehnliches scheint auch bei Amphioxus (Leuckart und Pagenstecher) und bei Petromyzon (Langerhans) vorzukommen. Ob periphere Ganglienzellen auch bei höheren Wirbelthieren vorkommen, ist bis jetzt nicht bekannt.

Ueber die Bedeutung der bei Petromyzonten und Malopterurus[1]) existirenden „Körnerzellen", sowie über die sogen. Kolben- oder Becherzellen in der vielschichtigen Epidermis der Knochenfische fehlen bis jetzt noch sichere Erklärungen; es ist aber nicht unwahrscheinlich, dass es die letztgenannte Zellenart mit der Bereitung eines ölartigen, die Oberhaut gegen den Einfluss des Wassers schützenden Secretes zu schaffen hat. Dabei spielen die häufig vorkommenden „Becherzellen" eine grosse Rolle; am wichtigsten aber werden diese, als einzellige Drüsen aufzufassenden Organe bei Protopterus annectens, dem afrikanischen

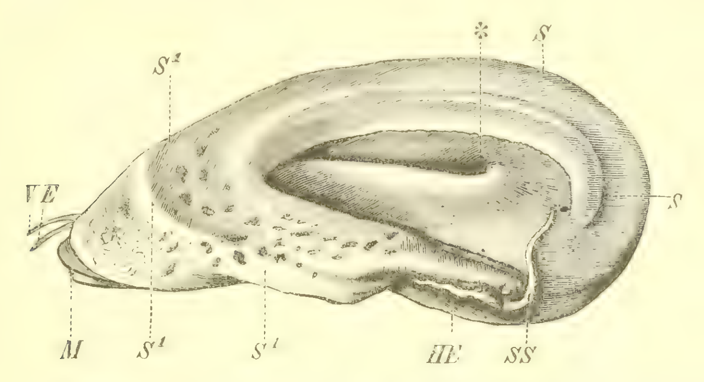


Fig. 15. Zusammengerollter, im Sommerschlaf befindlicher Protopterus annectens. Der Schwanz *S,S* ist bei *S*¹, *S*¹, *S*¹ über den Kopf geschlagen und läuft bei *SS* in seine Endspitze aus. Bei *M* liegt die Schnauzenspitze, *VE*, *HE* vordere und hintere Extremität, * Grenze zwischen Rumpf und Schwanzwurzel.

Lungenfisch. Derselbe gräbt sich zur regenlosen, heissen Zeit tief in den Boden ein und rollt sich dort, wie ich im Jahre 1887 gezeigt habe, in einer eigenthümlichen Weise und zwar derart zusammen, dass der breite Ruderschwanz über den Kopf und nur noch die Schnauzenspitze frei zu liegen kommt (Fig. 15). Während dieser Dipnoër, so lange er sich noch im Wasser bewegt, nach Art der Fische zum Theil wenigstens durch Kiemen athmet, wird er jetzt ein ausschliesslicher Lungenathmer, und zwar vermag die atmosphärische Luft durch eine von ihm selbst beim Eingraben in den seiner Zeit noch weich gewesenen Schlammgrund geschaffene Röhre zu ihm zu gelangen. Am Grund der Röhre, in einer erweiterten Partie derselben, liegt nun das einen Sommerschlaf haltende Thier; damit nun aber seine ursprünglich auf eine feuchte Umgebung berechnete Haut nicht austrocknet und Schaden leidet, erzeugt dieselbe ein firnissartiges Secret. Dieses verdankt seine Entstehung den massenhaft vorhandenen Becherzellen, sowie eigentlichen, nahe der Epidermis liegen-

[1]) Die Hautoberfläche des Malopterurus zeigt zottenartige Bildungen, zwischen welchen unregelmässige Oeffnungen zu schlauchförmigen Vertiefungen im Epithel führen. Auch der gemeine Seehase (Cyclopterus lumpus) zeigt grübchenartige Einsenkungen der Epidermis (G. Fritsch).

den, mehrzelligen Hautdrüsen von sackförmiger und rundlicher Gestalt. Durch jenes Secret wird aber nicht nur die Haut feucht erhalten, sondern auch eine Art von tiefbrauner Schale, Kapsel[1]) oder, wenn man will, Cocon gebildet, wodurch das schlafende Thier eingehüllt wird (vergl. auch W. N. Parker).

Was das Vorkommen von Drüsen in der Haut der Fische betrifft, so ist es nur ein beschränktes. Drüsige Organe finden sich im Bereich der Copulationsorgane männlicher Selachier, ferner an verschiedenen Körperstellen gewisser Knochenfische, von welchen ich folgende erwähne. Der eine Typus wird durch Synanceia (Familie Triglidae) und Plotosus lineatus[2]), der zweite durch Trachinus, nach A. Bottard auch durch Cottus, Callionymes und Uranoscopus, der dritte durch Thalassophryne und Batrachus, der vierte durch Muraena, der fünfte endlich nach A. Bottard durch Scorpaena, Pterois, Pelor, Amphacante und Perca repräsentirt.

Auf die Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden, und ich hebe nur Folgendes hervor. Bei Trachinus handelt es sich um tief ausgehöhlte Knochenstacheln. Der eine (grösste) Stachel liegt am oberen (dorsalen) Rand des Kiemendeckels, und die Rinnen ziehen sich auch noch in letzteren selbst hinein, die anderen entsprechen den 5—6 vordersten Flossenstacheln der Rückenflosse. Alle diese Knochenstacheln sind von einer bindegewebigen Scheide umschlossen. Die in den Knochenrinnen liegenden Giftzellen sind von enormer Grösse, und dieselben stellen offenbar modificirte Epidermiszellen dar. Das giftige Secret wird durch die Intercellularräume nach aussen befördert (W. N. Parker). Hier sowohl wie bei Synanceia, wo sich die Giftorgane im Bereich der 13 aufrichtbaren Rückenstacheln befinden, ist das Gift wahrscheinlich nur passiv (durch irgend welchen mechanischen Einfluss auf die Stacheln) entleerbar, ist also kein Angriffs-, sondern nur ein Vertheidigungsmittel; es wirkt nicht selten tödtlich. Bei Plotosus lineatus sitzen die Organe nach vorne von den Brustflossen und der ersten Rückenflosse; es handelt sich um einen starken, hohlen Stachel, welcher mit dem eigentlichen Giftapparat in Verbindung steht. Bei Muraena existiren drei bis vier nach hinten umlegbare, am Gaumen sitzende, starke Giftzähne; dieselben sind jedoch nicht hohl wie Schlangenzähne, sondern das Gift dringt zwischen ihnen und der umgebenden Schleimhaut hervor (A. Bottard). Bei Scorpaena und Amphacante sitzt der Giftapparat an der Rücken- und Afterflosse, bei Pterois und Pelor an der Rückenflosse; im Bereich der letzteren liegt er auch bei Perca fluviatilis, allein das Drüsengewebe ist hier offenbar im Schwund begriffen. Bei dem letztgenannten

[1]) Eine im chemischen Laboratorium (medicin. Abtheilung) der Universität Freiburg i. B. vorgenommene Untersuchung der Schale ergab Folgendes: sie riecht beim Verbrennen nach Horn, und es handelt sich bei ihrer Zusammensetzung neben vielen anorganischen Bestandtheilen auch um Eiweisskörper. Ausserdem lassen sich in der Asche Phosphorsäure, Schwefelsäure und Alkalien nachweisen. Die Schwefelsäure muss auf den Schwefelgehalt der Eiweissstoffe (Mucin) zurückgeführt werden. Der Kohlensäuregehalt der Asche erscheint sehr gering im Verhältniss zum Kalkgehalt derselben. Dass bei der Bildung der Schalenhaut auch die umgebende Schlammmasse betheiligt ist, beweist die Beimengung von Stoffen, welche sich in der Schlammmasse selbst in nahezu übereinstimmenden Mengen nachweisen lassen, wie z. B. von Kieselsäure, Eisen und Thonerde.

[2]) Bei dieser Gelegenheit sei auch auf das drüsige und zugleich erectile Anhangsgebilde hinter der Urogenitalpapille von Plotosus anguillaris (Siluroide) hingewiesen.

Fisch findet sich nach A. BOTTARD ein weiterer, ansehnlicher Giftapparat nahe bei dem spitzen Opercular-Stachel, in der Wangengegend und fast direct unter der äusseren Haut[1]).

Bei allen diesen Fischen mit Giftorganen handelt es sich um verhältnissmässig kleine Formen mit wohlschmeckendem Fleisch, und unter diesen besitzen stets wieder die kleinsten die stärksten Giftapparate. Die weitaus grösste Zahl gehört zu der Gruppe der Acanthopterygii, und zwar handelt es sich dabei meist um Bewohner der gemässigten oder warmen Meereszonen. Im süssen Wasser scheinen die Giftorgane sich zurückzubilden resp. ganz zu verschwinden (Perca fluviatilis, Cottus). Ohne Zweifel wird sich bei einschlägigen Untersuchungen die Verbreitung von Giftapparaten in der Reihe der Fische als eine viel grössere herausstellen, als man bis jetzt annimmt. (Vergl. die bei den Leuchtorganen figurirende Fussnote.)

Pigmentzellen, die unter dem Einfluss des Nervensystems stehen und einen Farbenwechsel veranlassen können, finden sich bald in beiden Hautschichten, bald nur in einer derselben, wie z. B. in der Epidermis. Es handelt sich dabei um Anpassungen an die Unterlage (Pleuronectes u. a.). Da und dort tritt zur Paarungszeit ein förmliches „Hochzeitskleid“ auf, oder macht sich der Farbwechsel nach stattgehabtem Kampf mit Rivalen in brillantester Weise bemerkbar (Stichling). Wieder in anderen Fällen kommt es während der Paarungszeit zu einem Hautausschlag. (Vergl. die Arbeiten LEYDIG's.)

Hierher gehört auch der sogenannte Perlausschlag, welcher auf einer Wucherung der Epidermis beruht und sich über den Körper mehr oder weniger weit verbreiten kann, so z. B. bei Chondrostoma nasus, Gobio fluviatilis, Leuciscus rutilus.

Ueber jene Organe, welche man als **Nebenaugen** oder als **Leuchtorgane** zu bezeichnen pflegt, und welche sich bei Scopelinen, Chauliodus u. A. finden, müssen noch weitere Untersuchungen angestellt werden. Vieles liegt hierüber noch im Dunkel, und das gilt in morphologischer wie physiologischer Hinsicht[2]).

[1]) Alle diese Mittheilungen, soweit sie sich auf die BOTTARD'schen Untersuchungen beziehen, bedürfen in histologischer Beziehung eine genaue Nachprüfung.

[2]) R. VON LENDENFELD kam auf Grund eines grossen, und wie es scheint, vortrefflich conservirten Materiales zu folgenden Resultaten über die Natur der „Nebenaugen“. Dem Baue nach lassen sie sich in zwölf Gruppen eintheilen, keine einzige aber lässt den Vergleich mit Augen zu; die betreffenden Organe scheinen vielmehr Leuchtapparate darzustellen, an deren Aufbau sich röhrenartige, an tubulöse Drüsen erinnernde Gebilde sowie Spindel- und Keulenzellenepithelien betheiligen. Bei den einfacher gebauten Organen bilden jene Drüsen das ganze Gebilde, bei den höher entwickelten kommen noch die Epithelien hinzu. Die massigen Zellen am Grund derselben stehen mit Nerven in Verbindung und sind, wie es scheint, Ganglienzellen. Offenbar leuchtet das Secret im Moment seines Entstehens, und die silberglänzenden Kapseln dienen dabei als vorzügliche Reflectoren. Es handelt sich also wohl einerseits um defensive Waffen, andrerseits, was die am Kopf liegenden Organe betrifft, um nützliche, nach Art der Blendlaternen functionirende Apparate, welche dem Besitzer die vor ihm schwimmenden Beutethiere zeigen. Manche der Organe wirken vielleicht auch als Lockmittel.

Offenbar hat man es also mit zu Leuchtorganen umgewandelten Drüsen zu schaffen, deren Vertheilung auf dem Körper z. Th. mit den Hautsinnesorganen anderer Fische zusammenfällt.

Die Schuppen der Fische entstehen nicht, wie man vielleicht anzunehmen geneigt sein könnte, als Epidermiswucherungen, sondern als Ossificationen des Coriums. Sie stecken in sogenannten Schuppentaschen, welche von den Bindegewebsfibrillen der Lederhaut gebildet werden. Die Epidermis geht entweder zeitlebens, wie bei den Teleostiern und Dipnoërn, über sie hinweg, oder ist dies, wie bei den Ganoiden und Selachiern, nur in embryonaler Zeit der Fall. Ueber die Genese und die verschiedenen Formen der Schuppen, sowie über ihre genaueren Beziehungen zum Hautskelet — denn letzterem sind sie zuzurechnen — vergleiche man das betreffende Capitel. Auch von den elektrischen Organen wird in einem späteren Capitel die Rede sein.

Amphibien.

Die Amphibien besitzen (am deutlichsten bei Tritonenlarven kurz vor und nach dem Ausschlüpfen, sowie an der Larve von Salamandra atra zu beobachten), wie oben schon erwähnt, noch ein embryonales, von den Fischen ererbtes Wimperkleid auf der Epidermis. Darüber liegt noch eine deutliche Cuticula, die von den Wimpern durchbohrt wird (G. Wolff)[1]. Bei Salamandra atra-Larven soll die periphere Epidermislage nicht aus abgeplatteten Zellen bestehen (Wolff)

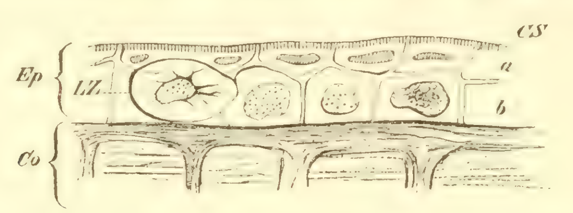


Fig. 16. Haut der Larve von Salamandra mac. *Ep* Epidermis, *Co* Corium, *a* Stratum corneum, *b* Stratum Malpighii, *LZ* Leydig'sche Zellen, welche die Bedeutung von einzelligen Drüsen haben, *CS* Gestrichelter Randsaum.

Im Allgemeinen kann man sagen, dass die Amphibien, und in gewisser Beziehung auch schon die Dipnoër (s. oben), ihren biologischen Verhältnissen entsprechend, im Bau ihres Integumentes eine Mittelstellung zwischen den Fischen und den Reptilien einnehmen.

Die Epidermis der wasserbewohnenden Larve besteht aus zwei scharf gesonderten Schichten. Die äussere wird aus platten, an ihrer freien Fläche mit dem uns schon von den Fischen her bekannten, gestrichelten Randsaum versehenen Zellen gebildet (Fig. 16 *a*, *CS*), die innere Schicht dagegen setzt sich aus mehr cylindrischen oder cubischen Zellen zusammen (Fig. 16 *b*). Erstere entspricht einem Stratum corneum, letztere einem Stratum Malpighii[2].

[1]) Auch bei älteren Larven, die bereits die Wimpern verloren haben, liegt ausserhalb des gestrichelten Randsaumes der äusseren Epidermislage noch eine deutliche Cuticula. Dieser Zustand wird nur von den Perennibranchiaten dauernd beibehalten; bei den sich verwandelnden Amphibien gilt dies nur für die sich nie häutende Cornea.

[2]) Obwohl man in den meisten Fällen (an der Cornea von Triton cristatus handelt es sich sogar um deutliche, zwischen je zwei Zellen einspringende Zapfen) die Zellgrenzen in die Cuticula hinein verfolgen kann, so bildet dieselbe doch ein zusammenhängendes, zartes Häutchen, dessen Isolirung durch gewisse Reagentien zu bewerkstelligen ist. — Bei lungenathmenden Amphibien wird die Epidermis nach

Später, mit der fortschreitenden Entwicklung, wird die Epidermis mehrschichtiger[1]) und sackt sich allerorts gegen das Corium hinunter zu zahlreichen, kugel- und schlauchförmigen Drüsen aus, welche sich an bestimmten Stellen, wie vor Allem im Bereich des Kopfes, des Nackens und der Flanken besonders stark anhäufen.

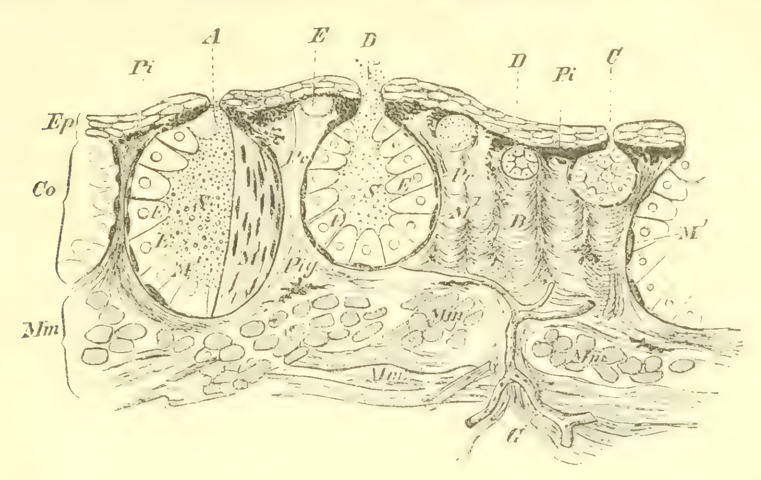


Fig. 17. Schnitt durch die Haut von Salamandra mac. (Erwachsenes Thier.) *Ep* Epidermis, *Co* Corium, in dessen bindegewebigem, von reichlichem Pigment (*Pi*) durchsetzten Stroma (*B*) die verschieden grossen Hautdrüsen (*A*, *C*, *D*, *D*, *E*) eingebettet liegen, *M*[1] die einwärts von der Propria (*Pr*) liegende Muskelschicht der Drüsen, *M* dieselbe von der Fläche gesehen, *E* Drüsenepithel, *S* Drüsensecret, *Mm* Subcutane Muskelschicht, durch welche Gefässe (*G*) gegen das Corium aufsteigen.

Ihr Secret dient dazu, die Haut vor der Wasserverdunstung zu schützen (die Hautathmung spielt eine grosse Rolle)[2]), es ist aber auch, wie Experimente gezeigt haben, vermöge seiner giftigen Eigenschaften ein wichtiges Schutzmittel (s. mein Lehrbuch der vergl. Anatomie pag. 25). Die einzelnen Drüsen sind von glatten Muskelelementen, Bindegewebsfasern, Pigment, Blutgefässen und Nerven umsponnen (vergl. die zahlreichen Arbeiten Leydig's).

aussen von einer stark lichtbrechenden, anscheinend einheitlichen Membran begrenzt, welche sich aber nach Zusatz als aus epithelialen Zellen bestehend ausweist („Pseudocuticulae"). Ueber dieser Membran liegt aber noch, wie G. Wolff gezeigt hat, ein feiner Saum, die echte Cuticula.

[1]) Zwischen den Epidermiszellen liegt ein reich verzweigtes Netz von Lymphräumen, welche theils nach der Cutis, theils nach der freien Hautfläche hin sich öffnen. Letzteres gilt jedoch nur für das Larvenstadium; nach der ersten Häutung findet das Stratum corneum nach aussen einen Abschluss. Bei Gymnophionen-Larven soll eine Communication jener intercellularen Lymphräume mit den Blutcapillaren der Haut bestehen(?) (Sarasin).

F. E. Schulze vermochte bei Pelobates fuscus-Larven von jenen Lücken oder Poren zwischen den Cuticularsäumen der obersten Epidermiszellen der Haut nichts nachzuweisen. Die Haut ist nach aussen gänzlich geschlossen. Jede Zelle der obersten Epidermislage besitzt ein äusserst zierliches cuticulares, maschenbildendes Leistennetz. In den Intercellularräumen finden sich durch die ganze Dicke der Epidermis hindurch Leukocyten und amöboide Pigmentzellen in allen möglichen Phasen der Bewegung.

[2]) Nach P. Schulz würden bei Amphibien zwei wohl gesonderte Drüsenarten nebeneinander bestehen: 1) Schleimdrüsen, 2) Giftdrüsen. So wenigstens bei Salamandra maculosa.

Dieser Drüsenreichthum bildet das charakteristischste Merkmal der Amphibienhaut, und ihm verdankt dieselbe ihre feuchte, schlüpfrige Beschaffenheit. Gleichwohl aber fühlt sie sich durchaus nicht immer glatt an, sondern zeigt häufig, wie z. B. bei Kröten, in Folge von leistenartigen, stacheligen und warzigen Epidermiswucherungen ein rauhes, höckeriges Aussehen.

Das hauptsächlich in der Cutis angehäufte, theils diffuse, theils an Zellen gebundene Pigment[1]) ermöglicht einen Farbwechsel und dadurch eine Anpassung an die Unterlage (in schützendem Sinn). Bis vor kurzer Zeit nahm man auf Grund der Arbeiten von Lister, Pouchet u. A. an, dass jener Farbwechsel durch die Einwirkung des Lichtes auf das die Pigmentzellen beeinflussende Nervensystem vermittelt werde. Die Untersuchungen Steinach's aber haben neuerdings gezeigt, dass das Licht die verästigten Pigmentzellen der Froschhaut direct erregt und in Contractionszustand versetzt (vergl. das Sehorgan).

Nicht selten kommt es im Corium zu Verkalkungsprocessen oder, wie z. B. bei Ceratophrys dorsata, zu förmlicher Knochenentwicklung. Das Corium besitzt zahlreiche glatte Muskelfasern (Leydig).

Ueber die bei der Abtheilung der Schleichenlurche auftretenden Ringbildungen, Hautschienen und Schuppen vergl. das Hautskelet.

Reptilien.

Im Gegensatz zur Haut der Amphibien ist diejenige der Reptilien ausserordentlich arm an Drüsen. Bei Eidechsen finden sich solche auf der Ventralfläche des Oberschenkels, sie sind deshalb unter dem Namen der „Schenkeldrüsen" bekannt. Das aus dem Drüsenschlauch hervortretende Secret erstarrt zu einer harten Papille oder Warze und scheint so als Haft- und Haltapparat beim Copulationsact eine Rolle zu spielen.

Die charakteristischste Eigenschaft der Reptilienhaut beruht auf der Fähigkeit, Schuppen, Höcker, Stacheln, Schilder (Schildpatt), Krallen und ähnliche Bildungen zu erzeugen. Alle diese Gebilde lassen sich genetisch in erster Linie auf wuchernde Cutispapillen, sowie auf einen secundär erfolgenden Verhornungsprocess der Epidermis zurückführen. Ich werde später bei der Besprechung der Vogelfedern darauf zurückkommen.

---

[1]) Beim Weibchen von Rana temporaria tritt zur Paarungszeit auf der Oberfläche des Körpers ein eigenthümlicher Hautausschlag auf, der aus sandkorn- und stecknadelkopfgrossen, perl- oder kegelartigen Warzen von weisser oder blass rosarother Farbe besteht. Im Innern dieser „Brunstwarzen", welche im Wesentlichen aus einer vorgewölbten Cutispapille mit verhorntem Epithelialbelag bestehen, finden sich zahlreiche, von grossen multipolaren Ganglienzellen ausgehende Nervenfibrillen. Diese dringen zwischen die überliegenden Epithelzellen hinein, wo sie wahrscheinlich knopfförmig enden. Durch dieses Verhalten erinnern jene Brunstwarzen auffallend an die bei den Hautsinnesorganen beschriebenen Tastflecken von R. esculenta, und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass es sich dabei um specifische Nervenendapparate handelt, die eine modificirte Druckempfindung, die der Wollust, vermitteln (vergl. den „Perlausschlag" gewisser Fische). Diese Auffassung erscheint dadurch um so mehr gerechtfertigt, als jene Organe schon kurze Zeit nach dem Laichen ihre Turgescenz verlieren, so dass man im Spätherbst nur noch schlaffe Höcker findet (O. Huber).

Die einfachsten Schuppenbildungen finden sich bei Ascalaboten und Chamaeleonten. Bei Schlangen begegnet man auf der Schuppenoberfläche den verschiedenartigsten Sculpturen und häufig auch einem sogenannten Kiel (Ringelnattern, Vipern). Das Stratum corneum, welches beim Häutungsprocess in grösseren oder kleineren Fetzen oder wohl auch in toto („Natternhemd") abgestossen wird, kann in seinen äusseren Schichten pneumatisch, d. h. lufthaltig sein. Auf der Oberfläche der Epidermis kommen da und dort Cuticularbildungen mannigfachster Art vor, wie z. B. haarartige Bildungen bei den Geckotiden, bei Draco, Anolius u. A. Man begegnet ihnen bei den Geckotiden an der Bauch-, Rücken- und Kiefergegend, sowie an der ventralen Schwanzseite. Dabei können sie entweder auf der Fläche oder auf der Kante der Schuppe stehen, und auf letztere kommen 1—20 und mehr solcher Haare. Ihre durchschnittliche Länge beträgt 20 Mikrom. In ausserordentlicher Zahl und Grösse (120 Mikrom.) finden sie sich bei Geckotiden auf der Unterseite der Haftlappen, wo sie zu 10 und 20 büschelartig angeordnet sind. Sie unterstützen die bekannte Function der Haftlappen in mechanischer Weise, und dasselbe gilt auch für die an der Unterfläche des Schwanzes vorkommenden Cuticularborsten.

Alle diese Cuticularbildungen, die sich in vorübergehender Weise auch in gewissen Embryonalstadien der Schlangen (Natter) finden, entstehen kurz vor der Häutung als Ausscheidungen auf grossen, protoplasmatischen Cylinderzellen, welche nach aussen vom Stratum Malpighii liegen. Stets sieht man auf Durchschnitten unter den alten Cuticularborsten schon die zweite (Ersatz-)Lage nachwachsen, und diese steht dadurch, dass sie eine Trennung der Epidermisschichten bewirkt, in engster Beziehung zum Häutungsprocess, welcher, nachdem allerdings die erste Ursache dazu in einem Absterben der Epidermiszellen gegeben ist, auf mechanische Weise dadurch befördert werden mag[1]).

G. Wolff hat auf den peripheren Zellen des Stratum corneum der Schuppen erwachsener Eidechsen eine äusserst zarte Cuticula nachgewiesen, welche die zackige Sculptur der Schuppenoberfläche bedingt, und welche sich unschwer aus den früher geschilderten Verhältnissen der Amphibien ableiten lässt[2]). Die ebenfalls von jenem Autor nachgewiesene Cuticula der Kerbert'schen Epitrichialschicht ist nach der Peripherie zu völlig eben. Im Gegensatz dazu besitzt, um dies gleich hier einzuschalten, die Epitrichialschicht der Vögel und Säuger keine Cuticula, und auch später, d. h. in postembryonaler Zeit, sind hier keine Cuticulargebilde nachzuweisen.

Dass alle diese Bildungen (Borsten, Leisten etc.) der völlig sculpturlosen Cuticula des Reptilienembryos gegenüber secundärer Natur sind, ist selbstverständlich. Die Cuticula tritt also, wie Wolff treffend bemerkt, bei Reptilien nicht erst nach Ablauf des embryonalen Lebens, d. h. nicht als eine selbständige Erwerbung im Interesse des

[1]) Die Schlangen stülpen ihre Haut beim Herauskriechen um, die Eidechsen dagegen kriechen daraus hervor, wie aus einem Sack (F. Werner).

[2]) Mit der veränderten Ernährungsweise des Embryos ist hier das Wimperepithel, das bei dem noch in der Eihülle liegenden Tritonembryo zur Herbeistrudelung des sauerstoffreichen Wassers, bei dem im Nahrungsbrei liegenden Embryo von Salamandra atra zur Herbeistrudelung der Nährstoffe dienen konnte, völlig überflüssig geworden, und mit dem Wimperkleid fiel auch der Anlass zur Entstehung des gestrichelten Saumes weg. Es ist daher leicht begreiflich, dass sich der gestrichelte Saum bei Reptilienembryonen nicht mehr findet.

Häutungsprocesses auf. Letzterer ist doch sicherlich der einfachen Abschürfung gegenüber kein Vortheil; sie ist nichts Anderes als eine nothgedrungene Anpassung an eine vorhandene primäre Cuticula. Das phyletische Zustandekommen der letzteren beruht sicherlich darauf, dass das Integument gegen äussere Einflüsse geschützt werden sollte. Diese ursprüngliche Function der Cuticula ist bei den Wirbelthieren offenbar verloren gegangen und von der viel mächtigeren Hornschicht übernommen worden, so dass wir die Cuticula der Wirbelthiere als ein rudimentäres Gebilde zu betrachten haben.

Jedenfalls beweist das Vorhandensein der Cuticula beim Reptilienembryo, dass auch hier die Einleitung der Häutung nicht die primäre Function der Cuticula sein kann, denn wäre sie dies, so würde sie nicht da zuerst auftreten, wo sie gar keine Häutung einleiten kann.

Knochenbildungen in der Lederhaut gehören bei den Reptilien zu fast regelmässigen Vorkommnissen, und dies gilt z. B. in erster Linie für Blindschleichen und Eidechsen. Auch die Haut von Ascalaboten ist, wie das Mikroskop lehrt, förmlich belegt mit rundlichen, rhombischen und eckigen Kalkschuppen, in deren Centrum sich Knochenkörperchen finden. Auf den starken Knochenpanzer der Schildkröten werde ich beim Hautskelet näher eingehen.

Pigment und ein darauf beruhender, in Verbindung mit somatischen und psychischen Affectionen stehender Farbenwechsel ist auch bei den Reptilien (Chamaeleonten, Ascalaboten, Schlangen und Schleichen) zu verzeichnen. Derartige Verfärbungen erreichen übrigens mit der Classe der Reptilien noch nicht ihr Ende, denn auch bei Vögeln wechselt oft das Federkleid seine Farbe und dasselbe gilt für den Pelz der Säugethiere. Muskeln im Corium der Reptilien sind von LEYDIG nachgewiesen.

Vögel.

Die Vögel besitzen unter allen Wirbelthieren die dünnste Lederhaut; auch ist sie weniger stark vascularisirt, dagegen, wie ich später zeigen werde, reich an Sinnesorganen (Tastkolben). In den tieferen Schichten liegt ein sehr entwickeltes Netz von glatten, mit Spuren von Querstreifung versehenen Muskelfasern, welche sich mit kleinen Sehnchen theils an das Corium, theils an die Federbälge ansetzen und so das Aufrichten, Sträuben der Federn, zu Stande bringen.

Abgesehen von den Federpapillen, finden sich noch zahlreiche, freie Papillen, so z. B. an der Planta pedis und in der Umgebung des Auges.

Die Vogelhaut ist bis auf wenige Stellen drüsenlos. Im Bereich des Gehörganges liegt bei hühnerartigen Vögeln eine Hauttalgdrüse (vergl. das Gehörorgan). Eine andre Drüse (Bürzeldrüse, Glandula uropygii)[1]) befindet sich in der Nähe des Endes der Schwanzwirbelsäule. Sie dient zum Einfetten des Gefieders und ist ebenfalls als eine modificirte Talgdrüse zu betrachten. Sie steht unter dem Einfluss eines starken Constrictors und zeigt sich bei Schwimmvögeln und wasserliebenden Luftvögeln in ihrer höchsten Ausbildung.

[1]) Die Bürzeldrüse fehlt den Ratiten, einigen Papageien und Tauben, der Trappe und einigen andern. Sie ist in phyletischer Hinsicht als ein Aggregat mehrerer, früher zerstreuter Drüsen aufzufassen.

Hautknochen fehlen spurlos, dagegen sind Epidermisgebilde reichlich vertreten (Schnabel- und Fusssporenscheide, Haut der Zehen, Krallen und **Federn**).

Ueber die Beziehungen der sogenannten Laufschuppen zu rudimentären Federn (Dunen) vergleiche man die Arbeit von Davies.

Bezüglich der borsten- und haarartigen Bildungen bei Vögeln verweise ich auf den Aufsatz von Ficalbi.

Was die Entwicklung der Federn betrifft, so stimmt dieselbe mit derjenigen der Reptilienschuppen principiell überein, und sie ist interessant genug, etwas eingehender betrachtet zu werden.

An der betreffenden Bildungsstätte baucht sich das Cutisgewebe (Fig. 18 A *Cu*) gegen das Ektoderm (Sc^1, SM^1) hinaus und erzeugt so eine stark vascularisirte Papille (*Pap*). Während diese Papille, welche den wesentlichsten Theil der Federanlage darstellt, zu einem lang gestreckten, am freien Ende zugespitzten Kegel, dem sogenannten Federkeim (Fig. 18 B *FK*), auswächst, senkt sie sich zugleich mit ihrer Basis immer tiefer in das Cutisgewebe ein und wird so von einer Art von Tasche, dem Feder-Follikel (*F*, *F*) umgeben[1]). Die Hornschicht, sowie das Malpighi'sche Lager der Epidermis (*Sc*, *SM*) setzen sich in den Grund des Follikels und von hier aus auf den Federkeim fort (Sc^1, SM^1). Das Innere ist nach wie vor von den Zellen des blutführenden Coriums, wie von einer Pulpamasse erfüllt (*P*). Während nun der Federkeim immer mehr auswächst, beginnen die Zellen seiner Malpighi'schen Schicht stark zu wuchern und eine Anzahl radiär zur Centralaxe angeordneter und gegen die Pulpa vorspringender Falten oder Längsleisten zu bilden, welche von der äusseren Hornschicht unmittelbar begrenzt werden (Fig. 18 C *Fal* (SM^1) und *HS* (Sc^1). Diese Falten, zwischen welchen sich das nutritive Pulpagewebe befindet, unterliegen hierauf einem Verhornungsprocess, lösen sich in der Richtung von oben nach unten von den umgebenden Zellen los und verwandeln sich, unter allmählicher Vertrocknung und Absorption der centralen Pulpasubstanz, in ein Büschel von Hornstrahlen („Dunenstrahlen"), welche aber fürs Erste noch von dem immer mehr sich verdünnenden und allmählich absplitternden Mantel des Stratum corneum zu einem einheitlichen Organ zusammengehalten werden. In diesem Entwicklungsstadium schlüpfen die meisten Vögel aus und erscheinen nun wie mit pinselartigen Haaren (hornigen Strahlen) bedeckt, so dass phylogenetische Schlüsse auf die Beschaffenheit des ursprünglichen Federkleides sehr nahe liegen[2]).

Nach Entfernung der umgebenden Hornschicht werden die Strahlen frei (Fig. 18 D *HSt*), und indem alle ein gleichartiges Verhalten zeigen, ist das gebildet, was man als Embryonal-Dune (Pluma) bezeichnet. Man hat sich aber dabei den Vorgang nicht so zu denken, als fasere sich die gesammte Masse des Federkeimes auf, sondern dieser bleibt in seinem untersten, eingesenkten Abschnitte mehr einheitlich und stellt so die Federspule dar (F *Sp*).

---

[1]) Diese Taschenbildung wird von H. R. Davies in Abrede gestellt oder doch nur bis zu einem gewissen Grade für richtig erklärt (vergl. die betreffende Arbeit im Literaturverzeichniss).

[2]) Bezüglich der hornigen Schnabelscheide und des embryonalen Federkleides verweise ich auf die Arbeit Th. Studer's (vergl. das Literaturverzeichniss über die Extremitäten).

Die Embryonaldune (Fig. 18 E), an deren Einzelstrahlen (*HSt*) sich wieder kleinere, secundäre Strahlen (*sec, sec*) entwickeln, kann ihren Charakter als solche das ganze Leben bewahren, oder sie wird durch eine definitive Feder ersetzt. Im letzteren Falle bildet sich vom Grund des immer tiefer in das Derma sich einsenkenden Follikels der Embryonaldune aus schon in früher Zeit ein zweiter, grösserer Follikel, der sozusagen als ein Fortsatz des ersteren zu betrachten ist, und dessen

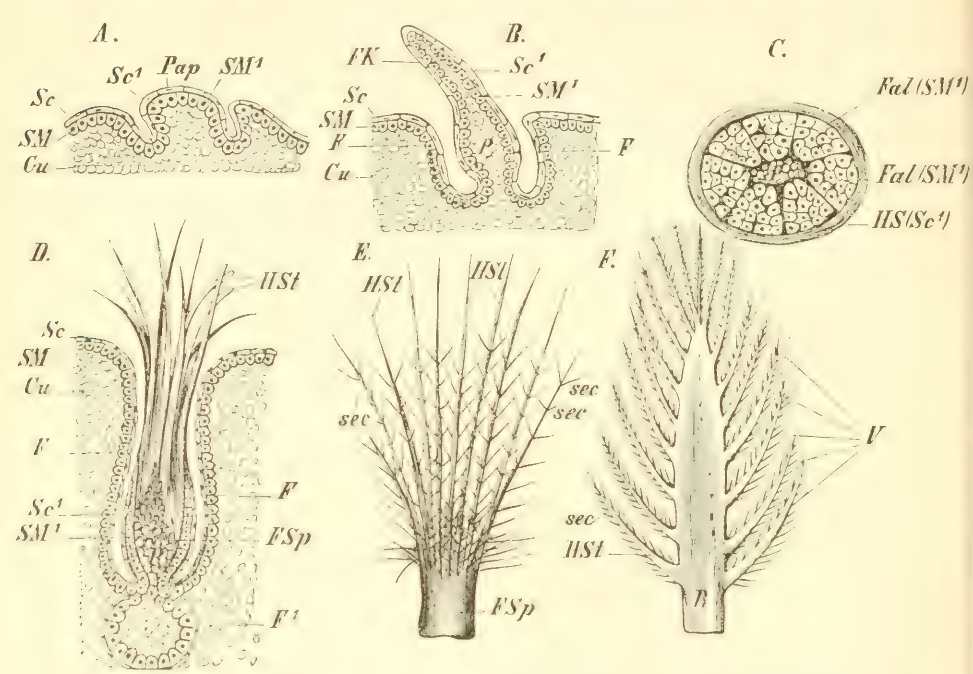


Fig. 18. Sechs Stadien der Federentwicklung. Zum grössten Theil nach Th. Studer. *Cu* Cutisgewebe, *SM* Stratum Malpighii, *Sc* Stratum corneum, SM^1, Sc^1 dieselben Gewebe zur Federpapille *Pap* ausgestülpt, *FK* Federkeim, *F*, F^1 Federfollikel, *P* Pulpamasse *Fal* (SM^1) Faltungen der Malpighi'schen Schicht im Innern des Federkeims, die aussen von der äusseren Hornschicht *HS* (Sc^1) umschlossen werden. Beide sind im Querschnitt sichtbar. *FSp* Federspule, welche nach oben in ein Büschel von Strahlen *HSt* auseinanderfährt. *sec*, *sec* die an diesen sitzenden secundären Strahlen, *R* Rhachis, *V* Vexillum. — Bezüglich der genaueren Erklärung der einzelnen Entwicklungsetappen **A**—**E** ist auf den Text zu verweisen.

Pulpamasse mit der Pulpa des Dunenfederkeimes zusammenhängt (Fig. 18 D F^1). Die in ihrem Innern sich entwickelnde Papille wächst rasch heran und schiebt die Spule der Embryonalfeder vor sich her, bis diese schliesslich aus ihrer Tasche herausgehoben und abgestossen wird. Diese zweite Federgeneration ähnelt nun in der Art ihres Wachsthums, sowie in ihrem Bau anfangs sehr der Embryonaldune, insofern sie ursprünglich auch aus ganz gleichartigen Strahlen besteht, welche wieder mit secundären Strahlen (ein phylogenetisch secundärer Erwerb im Interesse der Erhaltung der Körperwärme) besetzt sind.[1]) Nach kurzer

[1]) Die Pulpa erreicht, wie es scheint, nie die volle Länge der definitiven Feder, wie es bei der Dune der Fall ist. Die Spitze wird von einer oder zwei Hornkappen eingenommen.

Zeit aber verdickt sich ein Strahl fortschreitend, nimmt die anderen Strahlen in sich auf und wird zum Kiel, an dem man den basalen Abschnitt als Spule, den frei aus der Haut herausragenden als Schaft (Rhachis) bezeichnet, während jene Seitenstrahlen die Fahne (Vexillum) bilden (Fig. 18 F *R*, *HSt*, *sec*). Jeder Seitenast der Rhachis, d. h. jedes Theilstück des Vexillums (*H St*), bildet so im Verein mit seinen kleinen Strahlen (*sec*), die einen secundären Federbart darstellen, eine Wiederholung der ganzen Feder. So entstehen die Contourfedern (Pennae), wie sie sich z. B. an den Flügeln und am Schwanze finden.[1]) Hier wie dort schliessen die Einzeltheilchen des Vexillums oder Federbartes sehr innig untereinander zusammen, so dass beim Fluge ein ausserordentlich starkes, luftdichtes Gefüge zu Stande kommt.

Die in der Basis jeder Federspule steckende Papille scheidet an ihrer Oberfläche periodisch dütenartig ineinandersteckende Membranen aus, und diese bezeichnet man als Federseele. Der allen Vögeln zukommende, periodisch immer wiederkehrende Federwechsel, die sog. Mauserung, ist als ein von den Amphibien und Reptilien her vererbter, dem Häutungsprocess entsprechender Vorgang zu betrachten. Die Epidermis ist dabei so wenig als bei Säugern in toto jenem Process unterworfen, sondern es kommt im nachembryonalen Leben und unter normalen Verhältnissen nur zu einer Abstossung, Abschilferung von Epidermiszellen.

Bei weitaus der Mehrzahl der Vögel sind die Federn in bestimmten „Fluren" am Körper angeordnet und zerfallen also, wie wir gesehen haben, in Contour- und Dunenfedern. Von diesem Verhalten machen gewisse Ratiten, wie der Apteryx und Dromaeus und ebenso die Pinguine, insofern eine Ausnahme, als ihr, abgesehen von den Steuer- und Schmuckfedern, nur aus Dunen bestehendes Federkleid ohne Flurenbildung gleichmässig über den ganzen Körper angeordnet ist. Im Hinblick auf fossile (tertiäre) Pinguine, welche einen ungleich längeren Humerus besassen als die jetzt lebenden Arten, erscheint die Annahme berechtigt, dass jene Befiederung ein secundärer Erwerb ist (Studer).

Damit stimmt auch die Thatsache, dass sich in dem Pinguinflügel nahezu jeder Muskel findet, der für Vögel überhaupt charakteristisch ist, wenn auch viele Muskeln sehnig verändert (d. h. degenerirt) sind. Die Pinguine stellen einen eigenthümlichen Typus der Carinaten dar, der von keiner der recenten Ordnungen abgeleitet werden kann; dieselben bilden vielmehr Ueberbleibsel einer Gruppe, welche sich frühe schon vom Vogelstamme ablöste, aber doch erst zu einer Zeit, wo bei der Stammform die vorderen Extremitäten bereits zu Flügeln umgebildet waren (Morrison Watson).

Wenn wir erwägen, dass die Federn mit Schaft und Fahne, neben Dunenfedern, schon in vollkommenster Ausbildung bei den Vögeln der Jurazeit, bei Archaeopteryx, bestanden, so ist man berechtigt, ihre ersten Anfänge noch in viel weiter zurückliegenden Erdepochen zu suchen. Gleichwohl sind bis jetzt Federformen, die ein

[1]) Alle grösseren definitiven Federn und überhaupt die grosse Mehrzahl aller definitiven Federn entstehen als directe Nachkommen der Dunenfedern. Bei gewissen Federn, die erst beträchtliche Zeit nach dem Ausbrüten auftreten, atrophirt die ihnen vorangehende Dune in grösserem oder geringerem Grade, und wahrscheinlich kommt es in manchen Fällen sogar zu einer vollständigen Atrophie.

Uebergangsglied zwischen der Reptilschuppe und der ausgebildeten Vogelfeder repräsentiren, paläontologisch noch nicht nachgewiesen; dass sie aber einst bestanden haben müssen, weist, wie wir oben gesehen haben, die Entwicklungsgeschichte aufs Ueberzeugendste nach. Selbstverständlich wird bei den ersten Fliegern die Entwicklung der



Fig. 19. Archaeopteryx lithographica. Aus dem Jura von Solenhofen. Nach DAMES. Berliner Museum.

Flughaut dabei eine Rolle gespielt haben. Von den Zahnvögeln Amerikas, Englands und Böhmens sind bis jetzt nur bei Ichthyornis Spuren von Federn nachgewiesen, doch kann dies möglicherweise in der Natur des, solche zarte Gebilde schlecht oder gar nicht conservirenden Gesteins seinen Grund haben.

Säuger.

Ein specifisches Merkmal der Säuger[1]) liegt in dem Besitz von **Haaren**, welche stets zuerst im Bereich des Kopfes (Tasthaare) zur Ausbildung kommen. Zunächst handelt es sich nur um eine Wucherung der Epidermiszellen, in specie des Stratum Malpighii, nach der Tiefe, gegen das Corium hinab (Fig. 20 A u. B *Sc*, *SM*, *C*). Dadurch entsteht der sogenannte Haarkeim, d. h. ein scharf abgegrenzter, nicht selten gegen die freie Oberfläche hervorragender Epidermisknopf, in welchem nach F. Maurer[2]) die cylindrisch auswachsenden Zellen, eine radiäre, kohlenmeilerartige Anordnung besitzen, und an deren Oberfläche die Epidermis zuweilen eine deutliche Einsenkung zeigt. Hier kann auch die oberste, platte Epithellage der Epidermis unterbrochen sein, so dass die Cylinderzellen an einem kleinen Punkte die Oberfläche erreichen. Stets ist somit der epidermoidale Haarkeim das Primäre, während eine dem Corium zugehörige Papille erst secundär hinzutritt; letztere, ein Homologon der ersten Federpapille und der Anlage der Reptilienschuppe, ist also kein integrirender Bestandtheil der Haaranlage. Nur bei den Tasthaaren des Kopfes kommt eine Coriumpapille, in Anpassung an die voluminöse Ausbildung solcher Haare, sehr frühe schon zur Anlage. Hier aber, wie überall, wird die Coriumpapille zu dem, was als Haarpapille geschildert werden wird.

Später wächst der Epidermisknopf zapfenartig nach der Tiefe und umgiebt sich mit den Zellen der Cutis, wodurch er, ganz wie wir dies

---

[1]) Die geringste Behaarung findet sich bei Zahnwalen, wo sie oft nur auf ein Paar Borsten in der Lippengegend beschränkt ist. Die Zahl der Borsten (Spürhaare) schwankt bei den einzelnen Gruppen zwischen 2 und 8. Bei manchen treten Haarbildungen nur noch in fötaler Zeit auf oder fehlen sie sogar auch hier. Alles weist darauf hin, dass die Vorfahren der Cetaceen ein Haarkleid besessen haben müssen, und dass die Verschiedenheiten, welche die Haut der heutigen Cetaceen der typischen Säugethierhaut gegenüber charakterisiren, wie u. A. der in den meisten Fällen bestehende Mangel des Corium, der Hautnerven und der glatten Muskulatur, erst secundär, in Anpassung an das Wasserleben erworben worden sind. Aehnliche Gesichtspunkte ergeben sich auch für andere, ans Wasserleben sich anpassende Säuger.

Neuere Untersuchungen lassen wohl kaum noch einen Zweifel darüber bestehen, dass die Wale diphyletischen Ursprunges sind, und dass die Zahnwale den älteren Zweig darstellen.

Nach Kükenthal besassen die landbewohnenden Vorfahren der Zahnwale einen Hautpanzer. Spuren davon finden sich heute noch an dem indischen Wal Neomeris phocaenoides. Es handelt sich dabei um eine entlang der Rückenfläche sich erstreckende Reihe zusammenhängender, etwa 5 mm grosser Hautplatten. Auf jeder Platte liegt ein von Hornsubstanz überzogener Höcker. Aehnliche Platten liegen auch am ganzen dorsalen Theile des Kopfes; sie liegen besonders regelmässig um das Spritzloch herum, finden sich aber auch am radialen Rande der Vorderflossen. Anklänge an jenes Verhalten finden sich auch bei den nächsten Verwandten von Neomeris, den Phocaenen. Es ist bemerkenswerth, dass auch bei gewissen Reptilien, wie z. B. bei Heloderma und Dermochelys, die Horn-, resp. Knochenpanzerung vorzugsweise auf dem Rücken ausgeprägt ist.

[2]) F. Maurer und C. Gegenbaur betrachten die Federbildungen der Vögel und die Reptilienschuppen einer-, sowie die Haare der Säugethiere andererseits, als morphologisch durchaus verschiedenartige Organe. Der erstgenannte Autor fasst die Säugethierhaare auf als entstanden im Anschluss an die Hautsinnesknospen der niederen Wirbelthiere (Amphibien) und stützt sich dabei sowohl auf die ersten Entwicklungsvorgänge, als auch auf das spätere Verhalten. „Im Einzelnen bleibt noch Vieles genauer zu prüfen, um den hier ausgesprochenen Anschauungen zu allseitiger Geltung zu verhelfen.“ F. Maurer benützt dabei die Gelegenheit, um auf den auch in anderen Organisationsverhältnissen sich ausprägenden engeren Anschluss der Säugethiere an die Amphibien, als an die Sauropsiden, hinzuweisen.

bei der Feder constatiren konnten, in eine Art von Tasche, den sogenannten Haarfollikel, zu liegen kommt (Fig 20 C, D *F*). Weiterhin differenzirt sich das ursprünglich einheitliche Zellgefüge des Haarkeimes in eine periphere und eine centrale Zone (Fig. 20 D). Letztere besteht aus mehr gestreckten Zellen und wird später zum Haarschaft mit seiner Mark- und Rindenschicht, sowie zum Ober-

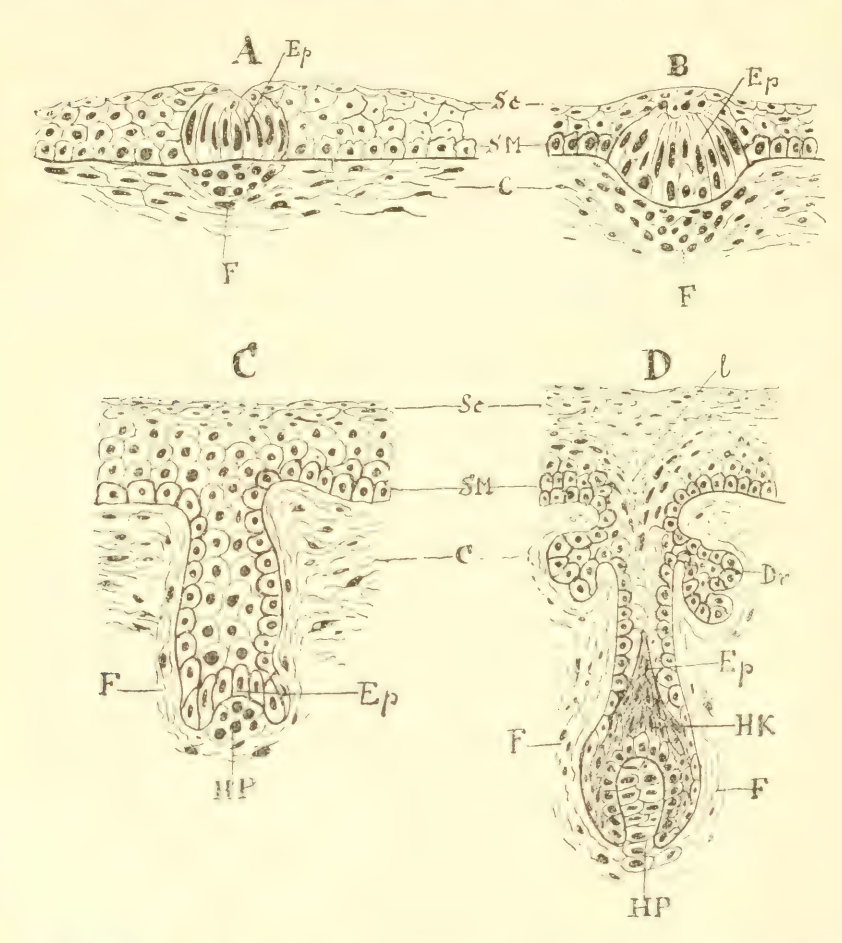


Fig. 20 **A—D**. Vier Entwicklungsstadien des Haares. Combinirte Bilder mit Zugrundelegung der Figuren von F. Maurer. *Sc* Stratum corneum, *SM* Stratum Malpighii, welches bei *Ep* eine Epithelknospe (Epithelknopf) bildet. Dieser wächst nach der Tiefe aus, ins Corium *C* hinein. *F* Haarbalg-(Follikel-)Anlage, *HP* Haarpapille, *HK* Haarknopf, *Dr* Anlage der Haarbalgdrüsen. In Fig. **D** bezeichnet *l* das Stratum lucidum der Epidermis mit Eleidinkörnchen in den Zellen.

häutchen (Cuticula) des Schaftes und zur sogenannten inneren Wurzelscheide; erstere wird zur äusseren Wurzelscheide (vergl. Fig. 21, welche das fertige Haar in allen seinen Einzelheiten darstellt). Die Basis des den Grund des Follikels ausfüllenden Haarschaftes verbreitert sich kegelartig zum Haarknopf (Fig. 20 D *HK*) und umwächst allmählich kappenartig die verhältnissmässig

erst spät entstehende, reich vascularisirte Haarpapille (Fig. 20 C, D *HP*) von oben her. (Fig. 20 *HP*.) Bei *Dr* auf Fig 20 D entstehen durch einen Wucherungsprocess der Malpighi'schen Zellen die Haarbalgdrüsen. Der Durchbruch der Haare erfolgt in der Regel in schiefer Richtung zu der betreffenden Hautstelle.

So kann man also einen Haarbalg oder einen Haar-Follikel (Fig. 21 *F*, *F*[1]) und einen Haar-Schaft unterscheiden (Fig. 21 *Sch*). Letzterer ist stets spindelförmig und besteht aus drei Theilen, 1) dem Mark (*M*[1]), 2) der Rinde (*R*) und 3) aus dem Oberhäutchen (*O*). Alle drei bauen sich aus Zellen auf, der wichtigste Theil aber ist stets das Mark, welches eine so verschiedene Entwicklung zeigt, dass darauf grösstentheils die Unterscheidung der Haare der einzelnen Thier-Species beruht. Die Farbe[2]) des Haares hängt von drei verschiedenen Momenten ab; einmal von der mehr oder weniger starken Anhäufung von Pigment in den Zellen der Rindenschicht, ferner vom Luftgehalt der Intercellular-Räume

Fig. 21. Längsdurchschnitt durch ein Haar. Schematisch. *F* Aeussere Längs-, *F*[1] innere Querfaserschicht des Follikels, *Sch* Haarschaft, *M* Mark-, *R* Rindenschicht, *O* Oberhäutchen des Schaftes, *WS*, *WS*[1] Aeussere und innere Schicht der Wurzelscheide; letztere reicht nur bis zur Einmündung der Haarbalgdrüsen *HBD* nach oben und wird oberhalb derselben vom Stratum corneum der Epidermis fortgesetzt, *HP* Haarpapille mit Gefässen im Innern, *GH* Glashaut, welche zwischen der inneren und äusseren Haarscheide, d. h. zwischen der Wurzelscheide und dem Follikel liegt. *Ft*, *Ft* Fettgewebe im Corium *Co*, *Ap* Arrectores pili, *Sc* Stratum corneum —, *SM* Stratum Malpighii der Epidermis.

---

1) Einfache marklose Haare, wie sie unter Anderen bei Monotremen gefunden werden, sind als die primitivsten zu betrachten. Bei Echidna handelt es sich bei den feineren Haaren um abgeflachte, fast plattenartige Gebilde, die in der Mitte am breitesten und an beiden Enden zugespitzt sind.

Die Haare von Manis sind dick, borstenartig, marklos. Im Gegensatz zu den Schuppen, welche sich sehr frühe anlegen, treten hier die Haare erst spät auf. Die Hornschuppen, welche grossen Lederhautpapillen entsprechen, sind histologisch Nägeln, morphologisch aber Reptilienschuppen zu vergleichen. Sie finden sich nur an den dem Licht zugekehrten Theilen des Körpers (M. Weber).

2) Untersuchungen über den Haarwechsel des Hermelins ergaben das Resultat, dass hier eine autogene Entstehung des Haarpigmentes in den Matrixzellen stattfindet, dass also hier von einer Einschleppung des Pigmentes aus dem Bindegewebe nicht die Rede sein kann (Schwalbe).

der Markschicht und endlich von der Oberflächenbeschaffenheit, ob rauh oder glatt (Waldeyer).

Im späteren Leben, beim periodischen und nicht periodischen Haarwechsel, bildet sich das neue (Ersatz-) Haar im Balg des alten, und zwar nach Zugrundegehen der alten Papille, auf einer neuen, unter Vermittlung der Zellen der äusseren Haarwurzelscheide vom Grunde des Haarbalges aus. Die Haare sind entweder cylindrisch oder plattgedrückt, schlicht oder kraus. Eine besondere Beachtung verdienen die durch quergestreifte Muskeln beherrschten Tastborsten, deren Bälge von venösen Bluträumen umgeben und die mit sehr starken Nerven versehen sind („Sinushaare"). Auch die gewöhnlichen Haare sind stets gut innervirt, und dies gilt vor Allem für nächtlich lebende Thiere, wie z. B. die Maus, wo unter Zuhilfekommen eines mächtigen cutanen Nervenplexus die Haare auf dem ganzen Körper zu Tastorganen ausgebildet sind. Wie die Federn nach sog. Fluren, so sind auch die Haare nach „Haarströmen" angeordnet. Häufig, wie z. B. beim Menschen, trifft man in embryonaler Zeit ein reichlicheres Haarkleid (Lanugo) als im späteren Leben (Steisshaarwirbel, Ecker). Dieser Umstand lässt ebensogut wie die sog. „Haarmenschen" auf eine Zeit schliesen, in welcher sich der Mensch durch ein ungleich stattlicheres Haarkleid ausgezeichnet haben muss, als heutzutage[1]).

Abgesehen von den Haaren, spielen auch andere Formen von Epidermisgebilden bei Säugern eine grosse Rolle. Dahin gehören die Hufe, Klauen, Krallen, Hörner, Schwielen, die sehr verdickte Epidermis bei kahlen Cetaceen und haarlosen Dickhäutern, das Gesäss mancher Affen, die Borsten und Stacheln (Igel, Stachelschwein), die Barten der Wale, das Horn des Rhinoceros etc.

Die Nägel gehören ebenfalls hierher. Sie stellen wie die Haare mit ihrer inneren Wurzelscheide einen eigenthümlich umgewandelten Theil eines besonderen Abschnittes des Stratum Malpighii der Oberhaut dar. Derselbe wird während seiner ersten Entwicklung ganz und gar vom Stratum corneum bedeckt. Die Nagelbildung geht von jener Stelle aus, die man beim menschlichen Nagel als Lunula bezeichnet; sie ist als die eigentliche Matrix des Nagels zu betrachten.

Die Haut ist an verschiedenen Körperstellen von sehr verschiedener Dicke, und dies gilt auch für die Stärkeverhältnisse des Stratum corneum und Malpighii[2]).

Da, wo **Pigment** vorkommt, wie z. B. an der Schnauze vieler Thiere, an den Genitalien, der Brustwarze des Menschen etc., findet es sich stets in Zellen des Rete Malpighii, in das es übrigens

---

[1]) Ainos und Australneger sind vielleicht die normal am stärksten behaarten Menschen.

[2]) Von Interesse ist die Thatsache, dass sich bei menschlichen Embryonen während einer gewissen Entwicklungsperiode nach aussen von der Epidermis noch eine weitere, aus grossen Elementen bestehende Zellschicht befindet, die sich scharf nach der Tiefe zu absetzt und an das „Epitrichium" vieler Säugethierembryonen (Edentaten, Dicotyles, Sus u. a.), und der Sauropsiden erinnert. Während die epitrichiale Schicht vom sechsten Embryonalmonat an an den meisten Körperstellen wieder schwindet, erhält sie sich an andern, wie z. B. in der Gegend der Nägel. Hier geht sie einen Verhornungsprozess ein und bildet einen Theil des Stratum corneum (Bowen).

in der Regel erst aus der Tiefe, d. h. vom Corium aus, einwandert, ein Satz, der für die ganze Vertebratenreihe gilt (vergl. übrigens die Note über das Haarpigment des Hermelins).

Man kann die obere Schicht des Coriums als Pars papillaris, die untere, welche mehr netzartig durchbrochen ist und welche ganz allmählich in das subcutane Bindegewebe sich verliert, als Pars reticularis bezeichnen. Die Papillen der Lederhaut, welchen sich die darüber wegziehende Epidermis in ihrer Schichtung genau adaptirt, zerfallen in gefässtragende, und zwar Lymph- und Blutcapillaren enthaltende, sowie in Nervenpapillen, welch letztere mit Tastkörperchen ausgestattet sind (Fig. 22).

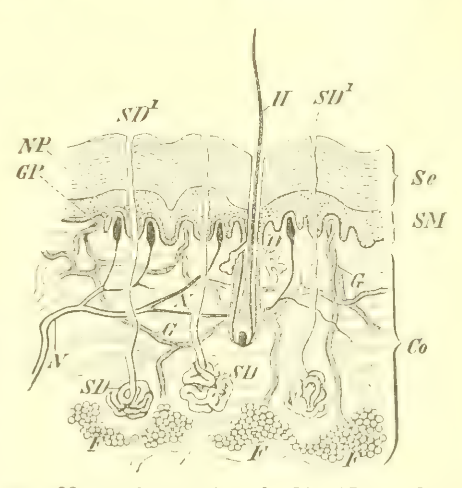


Fig. 22. Schnitt durch die Haut des Menschen. *Sc* Stratum corneum, *SM* Stratum Malpighii, *Co* Corium, *F*, *F* Subcutanes Fett, *NP* Nervenpapillen, *GP* Gefässpapillen, *N* und *G* im Corium verlaufende Nerven und Gefässe, *SD*, *SD* Schweissdrüsen mit ihren Ausführungsgängen SD^1 SD^1, *H* Haar mit Balgdrüsen *D*.

Selten sind die Flächen der Vola und Planta ganz behaart oder ganz glatt. Bei weitaus der grösseren Mehrzahl der Säuger finden sich grössere hügel- oder zapfenartige Vorwölbungen der Cutis, sogenannte Ballen (Tori). Dieselben lassen sich nach ihren Lagebeziehungen zum Skelet in Endballen (auf der dritten Phalanx), Metacarpo-(Metatarso-) Phalangealballen und in je einen Radial-(Tibial-) und Ulnar-(Fibular-) Ballen eintheilen. Diese letzteren entsprechen dem Thenar und Hypothenar des Menschen.

Entweder nehmen die Ballen die ganze Vola und Planta ein und sind nur durch schmale Furchen voneinander geschieden, oder es bleiben breitere Flächen zwischen den weiter auseinander liegenden Ballen übrig. Die Ballen tragen Cutisfortsätze (Papillen), zwischen denen Schweissdrüsen ausmünden. Diese Papillen sitzen entweder unregelmässig zerstreut oder in regelmässiger, gruppenweiser Anordnung, so dass man von Warzen oder Feldern sprechen kann. Wieder in anderen Fällen reihen sie sich auf und bilden Leisten. Letztere treten stets zuerst auf der Höhe der Ballen, d. h. an jenen Stellen auf, welche mit den Gegenständen in die innigste Berührung kommen. Von jenen Punkten aus verbreiten sich dann die Leisten weiter nach der Peripherie und rollen sich zugleich zu Wirbeln und Bogen auf, wie dies von der Vola und Planta des Menschen bekannt ist. Schon bei den Marsupialiern (Dasyurus, Didelphys und Phalangista) erscheint dieses Verhalten angebahnt und setzt sich durch die Reihe der Prosimier auf den Menschen fort. Letzterer besitzt in seiner Vola und Planta eine Reihe wohl ausgeprägter und individualisirter Hautsinnesorgane, — Tastballen (Klaatsch). Ausnehmend stark entwickelt sind jene Papillen an den Sohlenballen der Carnivoren, des Kameels, ferner am Rüssel und der Schnauze anderer Säuger. Eine monströse Grösse erreichen sie in der

kahlen Haut der Cetaceen. Im Unterhautbindegewebe, das die Anheftung an die unterliegenden Theile, wie die Muskeln vermittelt, liegen mehr oder weniger reiche Fettmassen (Panniculus adiposus). Ausser einer grossen Menge elastischer Fasern finden sich im Corium zahlreiche glatte Muskeln, wie z. B. in der Dartos, deren temporäre Schrumpfung durch sie bedingt wird. Ausserdem finden sie sich am Glied, in der Perinealgegend, sowie im Warzenhof und in der Brustwarze selbst, welche durch sie in eine Art Erectionszustand versetzt und so zum Fassen für das Junge geschickt gemacht werden kann; endlich begegnen wir glatten Muskelelementen an allen behaarten Körperstellen, allwo sie sich als sog. Arrectores pili an den Haarbälgen unterhalb der Talgdrüsen ansetzen (vergl. Fig. 21). Das Sträuben der Haare, sowie die sog. Gänsehaut ist auf sie zurückzuführen. Eine ausnehmend starke Muskulatur findet sich in der Haut des Igels, des Stachelschweins und von Echidna.

Die **Hautdrüsen**, welche nur bei den Cetaceen eine Beschränkung erfahren, zerfallen in die zwei grossen Gruppen der tubulösen und der acinösen Drüsen. Erstere werden in der Regel als Schweissdrüsen, letztere als Talgdrüsen bezeichnet, eine wegen der in ihr liegenden Beschränkung ungeeignete Bezeichnung[1]). Von beiden finden sich die mannigfachsten Modificationen. So sind z. B. die Flotzmauldrüsen des Rindes und die Seitendrüsen der Spitzmäuse als modificirte Schweissdrüsen aufzufassen, während die Praeputial-, die Meibom'schen, sowie die Inguinaldrüsen gewisser Nager in die Kategorie der Talgdrüsen gehören[2]).

Die knäuelförmigen Ohrschmalzdrüsen (Glandulae ceruminosae) des Menschen (für Thiere gilt Aehnliches) zeigen immer nahe Lagebeziehungen zu den Haarbälgen, in die oder in deren Nachbarschaft sie ausmünden. Bei Kindern trifft man mehr das erstere, bei Erwachsenen mehr das zweite Verhalten. Bei Neugeborenen öffnen sie sich fast ausnahmslos in die Haarbälge, und wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, entstehen alle Ohrschmalzdrüsen, ähnlich wie die Talgdrüsen, durch Auswachsen der äusseren Wurzelscheide eines Haarbalges, und das Abrücken davon erfolgt erst secundär. Nirgends handelt es sich bei jener Anlage, im Gegensatz zu den Schweissdrüsen, um das Hineinwachsen eines Epidermiszapfens von der freien Hautfläche aus. Somit reihen sich die Ohrschmalzdrüsen den modificirten Schweissdrüsen des Lidrandes, den Moll'schen Drüsen an; auch die Glandulae circumanales der Carnivoren gehören dahin (Alzheimer).

---

[1]) Von hohem Interesse sind die Mittheilungen von M. Weber über roth und blau gefärbte Hautsecrete gewisser Säugethiere. Es handelt sich dabei um Drüsenapparate von tubulösem resp. gemischtem Charakter, welche beim Känguruh in der Haut der Brust- und Bauchgegend, bei der Zwergantilope, nach Analogie gewisser Gesichtsdrüsen der Wiederkäuer, im Gesicht unter dem Auge liegen. Bei der Zwergantilope männlichen Geschlechts besitzt das sauer reagirende Drüsensecret einen penetranten Geruch, welcher, beim Sexualleben eine Rolle spielend, als Excitans auf das Weibchen wirken soll. Das von letzterem gelieferte Secret reagirt alkalisch und ist geruchlos. Der Thatsache, dass das blaue Drüsensecret der Zwergantilope (Cephalolophus pygmaeus) eiweisshaltig ist, sei hier im Hinblick auf die Phylogenie der Mammarorgane ausdrücklich gedacht.

[2]) Den Manidae fehlen tubulöse Hautdrüsen durchaus; acinöse finden sich nur an rudimentären Sinushaaren, an der Schnauze und, von besonderer Grösse, an gewöhnlichen Haaren um den Anus. Alle übrigen Haarfollikel sind drüsenlos. In den Musculus sphincter ani externus sind zwei grosse Analsäcke eingestülpt, mit ausschliesslich acinösem Drüsenbelag, ohne Haare (M. Weber).

Auch die für die Säugethiere charakteristischen, aus dem Stratum Malpighii sich entwickelnden **Milchdrüsen** sind als modificirte Hautdrüsen zu betrachten. Der Beweis hiefür liegt nach den Untersuchungen GEGENBAUR's in dem Verhalten dieser Organe bei den Schnabelthieren, und zwar erkennt man bei Ornithorhynchus aufs deutlichste, wie es sich um Schweissdrüsen handelt, welche sich von den gewöhnlichen nur quantitativ unterscheiden. Aehnliches gilt auch für Echidna, obgleich die Verhältnisse hier noch nicht vollkommen klar liegen. Da nun die Milchdrüsen der übrigen Säuger in ihrer gröberen und feineren Structur von den betreffenden Organen

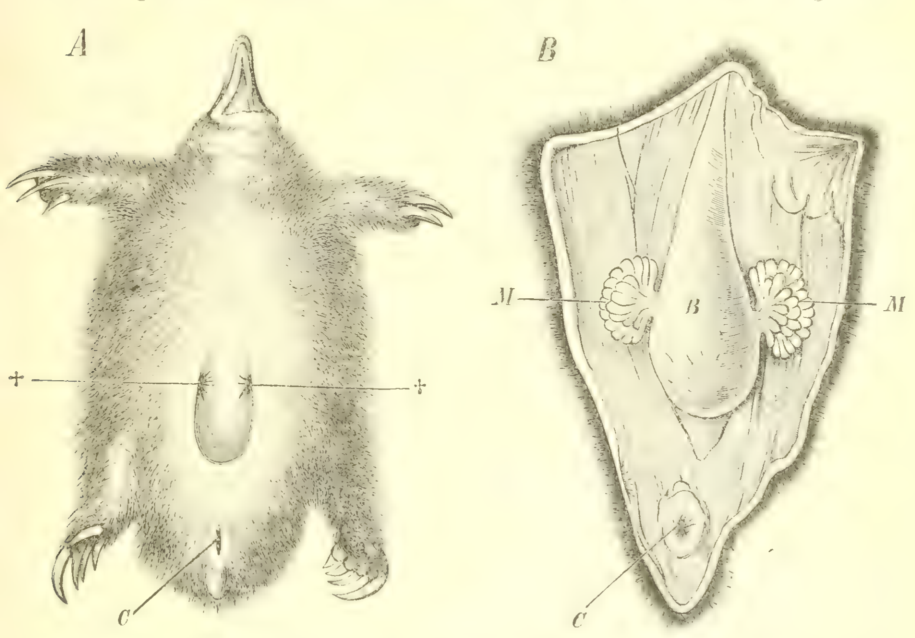


Fig. 23. **A** Unterseite eines brütenden Weibchens von Echidna hystrix. †† Die zwei Haarbüschel in den Seitenfalten des Brustbeutels, von welchen das Secret abtropft. **B** Rückseite der Bauchdecke eines brütenden Weibchens von Echidna hystrix. In den von starken Muskeln umgebenen Brustbeutel (*B*) ergiesst sich jederseits ein Büschel Milchdrüsen *M*, *M*. *C*, *C* bedeutet in beiden Figuren die Cloake. Nach W. HAACKE.

der Monotremen abweichen und sich als modificirte Talgdrüsen erweisen, so postulirt GEGENBAUR für die Mammarorgane der Säugethiere einen diphyletischen Ursprung. Offenbar haben, in Folge des Säugens, die Talgdrüsen (denn solche treten, neben den Schweissdrüsen, auch schon bei Echidna auf, und ihre doppelte Existenz auf dem Drüsenfeld muss auch bei dem den Monotremen vorhergehenden Ursäuger angenommen werden) allmählich das Uebergewicht über die Schweissdrüsen erlangt. Was die chemische Beschaffenheit des Secretes betrifft, so hat man, gestützt auf den Bau der Drüsen, wenig Aussicht, dasselbe bei den Monotremen als „Milch" bezeichnen zu dürfen. Darüber sind also noch weitere Untersuchungen anzustellen, und dasselbe gilt auch von der Art und Weise, wie das Junge zum Genuss des Secretes kommt. Zitzen sind nämlich bei

Schnabelthieren noch nicht entwickelt und man muss deshalb annehmen, dass das Secret entlang den Haaren, welche an der betreffenden Stelle büschelartig angeordnet sind (Fig. 23 A ††), abtropft und von den Jungen aufgeleckt wird (HAACKE).

Während bei Ornithorhynchus das Ei, welches das zum Ausschlüpfen reife Junge enthält, von der Mutter in einer Erdhöhle untergebracht wird, bildet sich bei Echidna zur Aufnahme desselben ein Brutbeutel heran, in welchem es längere Zeit zu verweilen hat (Fig. 23 B, *B*). Schlüpft es aus, so gelangt es höchstwahrscheinlich in der oben geschilderten Weise zum Genusse des ernährenden Secretes [1]).

Die betreffenden Drüsen öffnen sich an der Stelle, wo die früher schon beschriebenen Haarbüschel liegen, in zwei Hauteinsenkungen an den Seitenfalten des Brutbeutels. Diese kann man als Mammartaschen bezeichnen, und sie sind deshalb von hoher Bedeutung, weil sie den Ausgangspunkt abgeben für die Entwicklung der verschiedenen Zitzenformen der über den Monotremen stehenden Mammalia [2]).

Jene Mammartaschenanlage repetirt sich nämlich hier ontogenetisch derart, dass die Epidermis gegen das Corium einwuchert, und dann vom Grund der Tasche, d. h. vom sogenannten Drüsenfelde aus, cylindrische, mehr oder weniger verzweigte Fortsätze in die Tiefe treibt. Nur letztere sind die eigentlichen Drüsen, während die Marmartasche nichts Anderes als die eingesunkene Hautoberfläche bedeutet und als solche alle Gebilde tragen kann, welche genetisch zur Haut gehören, wie z. B. Haare etc.

Bei Hufthieren (Antilope cervicapra) finden sich in der Inguinalgegend Mammartaschen („Leistengruben" der Systematiker), in welche zahlreiche Hautdrüsen ausmünden.

Diese Hautdrüsen lassen sich auf Talg- und Schweissdrüsen beziehen und benützen die Austrittsstelle der Haare als Ausführwege. Zwischen den Drüsenpacketen ist das Bindegewebe lockerer und führt Blutgefässe; auch zeigt sich glatte Muskulatur, welche den Arrectores pilorum entspricht. — Bei

[1]) Jener Beutel, welcher mit seinem Grunde gegen das hintere Körperende gerichtet ist, wächst mit dem Jungen weiter aus, und zwar so lange, bis letzteres eine Länge von vier Zoll erreicht hat. Verlässt es dann die Mutter, so bildet sich die Tasche wieder vollkommen zurück, so dass also weibliche Echidnen ohne Eier und Junge nichts davon erkennen lassen.

Die naheliegende Frage, in welchen Beziehungen die Mammartasche von Echidna und das Marsupium der Beutler zu einander stehen, ist dahin zu beantworten, dass das Marsupium keine neue, von der Mammartasche unabhängige Bildung vorstellt, sondern dass dasselbe von letzterer abzuleiten ist und geradezu eine weitere Fortbildung derselben darstellt. Bei Echidna sowohl nutritiven Zwecken, als zum Bergen des jungen Thieres dienend, verliert die Mammartasche die letztere Function, indem ein Theil ihres Walles, unter mächtiger Entfaltung, das Marsupium liefert. Der Rest der Tasche tritt nunmehr in den Dienst der nutritiven Function. Uebergänge lassen sich nachweisen bei Phalangista vulpina (H. KLAATSCH).

Nach G. RUGE finden sich im Bereich der Bauchhaut gewisser Halbaffen (Nycticebus, Loris) noch „Marsupialreste".

[2]) Die Mammardrüse ist auch bei der männlichen Echidna so stattlich entfaltet, dass man hier von keinem rudimentären Organ reden kann, sondern vielmehr an ein functionirendes, oder doch an ein Organ denken muss, dass vor Kurzem noch in Gebrauch gewesen ist. Jedenfalls ist diese Thatsache, dass nämlich schon bei den niedersten bekannten Säugern dem Männchen eine vollständige Mammardrüse zukommt, der gewöhnlichen Auffassung, nach welcher der Mammarapparat des Männchens als ein vom Weibchen vererbtes Organ aufgefasst wird, nicht günstig (CH. WESTLING).

anderen Antilopen, wie auch bei Cerviden und Carnivoren, finden sich an der betreffenden Stelle jederseits zwei wohl entwickelte Zitzen, sodass über die Bedeutung jener Organe kein Zweifel bestehen kann. Es handelt sich also bei Antilope cervicapra um eine richtige Mammartasche, welche sich nicht zum Strichcanal verengt, sondern auf einer ursprünglicheren Beschaffenheit verharrt (KLAATSCH).

Bei den Mäusen liegen die Zitzen in taschenartigen Einsenkungen des Integumentes und treten erst während der Function aus denselben heraus. Die Mammartasche persistirt also bis zum Eintritt der Lactation und wird während derselben zur Verlängerung der Zitze ausgestülpt. Dies ist ein Verhalten, welches direct auf die Beutler zurückweist (GEGENBAUR).

Nun sind, wie GEGENBAUR gezeigt hat, bezüglich des Modus der Zitzenbildung zwei Möglichkeiten denkbar. Entweder erhebt sich der die Tasche begrenzende Cutiswall und bildet so eine, vom sogen. Strichcanal durchzogene Röhre, in deren Grund die eigentlichen Drüsencanäle einmünden (Fig. 24 B), oder aber das Drüsenfeld erhebt sich zu einer Papille, während der Cutiswall zurücktritt. Im letzteren Fall (Fig. 24 A), welcher auf die Beutler, auf die Halbaffen, Affen und den Menschen Anwendung findet, wäre somit die Zitze eine secundäre, im ersteren Fall dagegen, welcher die Carnivoren, Schweine, Pferde und Wiederkäuer betrifft, eine primäre Bildung. Letztere findet sich schon bei gewissen Beutlern (Phalangista vulpina) angebahnt und setzt sich von hier aus auf die Carnivoren fort[1]).

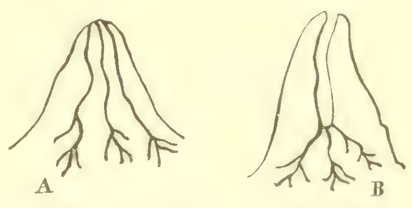


Fig. 24. A Wahre und B Pseudo-Zitze. Nach GEGENBAUR.

Die Zitzen sind, wie z. B. bei Carnivoren und Schweinen, in zwei, nach der Leistengegend zu schwach convergirenden, an der Bauch- und Brustgegend dahinziehenden Reihen angeordnet, oder sitzen sie in der Inguinalgegend, wie bei Ungulaten und Cetaceen, oder endlich sind sie auf die Brustgegend beschränkt, wie bei gewissen Edentaten (Bradypus), Elephanten, Sirenen, manchen Halbaffen, Chiropteren und Primaten. Bei Manis sind die Zitzen achselständig, bei Orycteropus ist das eine Zitzenpaar bauchständig, das andere inguinal, bei Dasypus ist eines bauchständig, wozu selten noch ein inguinales Paar kommt. Bei den Myrmecophagidae ist ein Paar brustständiger Zitzen vorhanden, bei Cyclothurus kommt aber noch ein bauchständiges Paar hinzu.

Bei Marsupialiern finden sich 3—7, bei Hydrochoerus 6, bei Lepus und einigen Vertretern der Myomorpha und Sciuromorpha 5 Paare von Zitzen. Bei anderen Vertretern dieser Gruppe sinkt die Zahl

---

[1]) Die bei den Manidae nur zu einem Paar vorkommenden, achselständigen Zitzen sind ausserhalb der Lactationsperiode falsche Zitzen, indem die Zitze in einer Zitzenscheide liegt. Während der Entwicklung tritt eine ausserordentlich schöne und tiefe Mammartasche auf, deren Mündung nach hinten sieht. An ihrem blinden Ende wird sie von Areolargewebe umgeben, während das Drüsenfeld, auf dem drei bis vier Drüsengänge münden, sich allmählich erhebt und alsdann von der Mammartasche umscheidet wird. (M. WEBER.)

auf 4, 3 und 2 Paare. Letzteres gilt z. B. für den Biber. Beim Meerschweinchen findet sich nur 1 Paar.

Bei den Männchen ist der Milchdrüsenapparat rückgebildet, doch gehört es zu den gewöhnlichen Vorkommnissen, dass neugeborene und auch in der Pubertätszeit stehende Knaben wirkliche Milch, sogen. „Hexenmilch", produciren. Auch milchende Ziegenböcke und (castrirte) Schafböcke sind mit Sicherheit constatirt. Sehr merkwürdig ist das Auftreten überzähliger Brüste und Brustwarzen bei Weibern und Männern (Polymastie und Polythelie). Sie finden sich, gegen die Leistengegend convergirend, vorzugsweise im Bereiche des Thorax und sind im Sinne eines Rückschlages in eine durch zahlreichere Brüste, sowie durch eine grössere, auf einmal producirte Zahl von Jungen charakterisirte Urform zu deuten. Ein solcher Rückgang der Polymastie auf die Bimastie vollzieht sich heute noch vor unseren Augen, und zwar bei den Prosimiern. Hier gehen nämlich die inguinalen und abdominalen Zitzen einer regressiven Metamorphose entgegen, während das Brustzitzenpaar florirt. Damit steht auch im Einklang, dass die meisten Halbaffen nur ein Paar Junge werfen, die sie an der Brust mit sich herumtragen. So vermögen sie sich am günstigsten, d. h. am freiesten (beim Klettern z. B.) zu bewegen, und diese Thatsachen erklären den Rückgang der übrigen Zitzen. (Vgl. meine Schrift: „Der Bau des Menschen, als Zeugniss für seine Vergangenheit.)

Der Gedanke liegt nahe, dass die Polymastie auch beim Menschen auf die weiter unten zu besprechende „Milchlinie" (O. Schultze) zurückzuführen ist.

Die anfangs solid sich anlegenden Drüsenmassen höhlen sich erst secundär aus und differenziren sich später in Acini, Milchgänge, Milchsinus und Ausführungsgänge. Das ganze Zwischengewebe ist während der Lactation von weissen Blutkörperchen (Leukocyten) strotzend erfüllt, und möglicherweise verdanken die unter dem Namen des Colostrums und der Milchkügelchen bekannten Formelemente der Milch den oben genannten, die Wand der Acini durchsetzenden Zellen ihren Ursprung.

Zum Schlusse sei noch der interessanten Befunde Erwähnung gethan, welche O. Schultze über die erste Anlage des Milchdrüsen-Apparates bei Säugethieren gemacht hat.

Bei jungen Säugethier-Embryonen, wie z. B. beim Schwein (15 Mill.) und der Katze (10 Mill.) u. a. sieht man von der Wurzel der vorderen, noch stummelförmigen Extremität zu derjenigen der hinteren, bis in die Inguinalfalte hinein, beiderseits eine leistenartige Erhabenheit verlaufen. Dieselbe verdankt ihre Entstehung einer linearen Verdickung der Anlage des Stratum Malpighii. Diese über den seitlichen Theil der Rückenwand laufende Epidermisleiste stellt die gemeinsame epitheliale Anlage des Milchdrüsenapparates dar: die „Milchlinie". Es kommt im Verlauf derselben zu einer Kette hintereinander liegender spindelartiger Auftreibungen, sodass das Bild einer regelmässig varicösen Nervenfaser entsteht. Diese in ihrer Zahl den 5—7 Mammartaschen, bezw. Drüsenfeldanlagen entsprechenden „primitiven Zitzen" vergehen später wieder und haben nichts mit den definitiven Zitzen zu thun.

Im weiteren Verlauf tritt nun eine von vorne nach hinten platzgreifende Abschnürung der primitiven Zitzen von der linienförmigen Anlage auf; die zuvor spindelförmigen Epithelverdickungen runden sich kugel-

artig ab, worauf die verbindenden Epithelbrücken zwischen den Anlagen spurlos vergehen. Alsdann folgen die bekannten, bis jetzt gewöhnlich als Anfangsstadien der Entwicklung betrachteten Erscheinungen (Abflachung der primitiven Zitzen, Wucherungen des Stratum Malpighii nach der Tiefe, Einsprossen von Spinalnerven, Anlage der Mammartasche etc.).

Während dieses ganzen Vorganges erfahren die Organe eine scheinbare, bauchwärts gerichtete Verschiebung, bis sie endlich ihre definitive Lage erreichen.

Die Bauchplatten „wachsen" also nicht, wie man dies bisher aufzufassen gewohnt war, in die primitive Bauchwand „hinein", sondern letztere erfährt vielmehr eine nach dem Leibesnabel stetig fortschreitende, scheinbare Rückbildung und die gesammte definitive Bauchwand ist eine secundäre Bildung.

Die im Obigen kurz skizzirten Resultate O. Schultze's legen mir den Gedanken nahe, ob, wenn man die Frage nach den ersten Spuren der Mammarorgane in der Thierreihe noch weiter zurückrückt, dabei nicht an das bei Urodelen im Bereich der Linea lateralis zu so reicher und eigenthümlicher Entfaltung kommende Lymphsystem, sowie an die an jener Stelle sich anhäufenden Hautdrüsen anzuknüpfen wäre (vergl. S. 724 meines Lehrbuches der vergl. Anatomie).

B. Skelet.

Im Laufe der letzten Jahre haben die Hartgebilde des Wirbelthierkörpers, welche in ihrer Stammesentwicklung von aussen nach innen fortschreiten, von Seiten H. Klaatsch's sowohl nach der ontogenetischen, wie nach der phylogenetischen Seite hin eine ausgezeichnete Darstellung erfahren, und ich werde die Resultate dieses Autors den folgenden Ausführungen in den wesentlichsten Punkten zu Grunde legen. Es gilt dies nicht nur für die Auffassung der Skeletsubstanzen im Allgemeinen, sondern speciell auch für die einleitenden Bemerkungen des das Hautskelet behandelnden Capitels.

I. Hautskelet.

Die ersten Hartgebilde des Wirbelthierkörpers begegnen uns bei Selachiern in Form kleiner Zähnchen (Placoidorgane), an welchen man eine Schmelz- und Zahnbeinsubstanz zu unterscheiden hat. Der Urzustand der Placoiden ist gegeben durch die Bedeckung des Körpers mit (einer relativ geringen Zahl von) rhombischen, stacheltragenden, mit den Rändern einander nicht berührenden Platten. Die lebenden Squaliden charakterisirt eine grosse Zahl und eine beständige Neubildung von Placoidschuppen. Das Primäre bei diesen Hautzähnen der Selachier ist die eine Abscheidung der Epidermis darstellende Schmelzbildung, während sich die Entstehung des dem (phyletisch jüngeren) Mesoderm entstammenden Zahnbeines in engem örtlichen Anschluss daran erst secundär, d. h. zeitlich später, vollzieht. Der Schmelz ist also die erste und ursprünglich einzige Hartsubstanz der Placoidorgane. Es handelt sich dabei in der Epidermis um diejenige Schicht (basale Zone) derselben, welche bei Wirbellosen den Chitinpanzer liefert, allein während

hier das Abscheidungsproduct nach aussen erfolgt, wird dasselbe bei Vertebraten auf der Innenseite der Zellen abgesetzt.

Wie nun enge genetische Beziehungen[1]) zwischen Dentin und Schmelz bestehen, so zeigen auch, wie die Placoidorgane der Selachier beweisen, Dentin und Knochengewebe einen engen Connex untereinander, beide sind Zweige eines gemeinsamen Stammes.

Das Knochengewebe wird bei seinem ersten Auftreten geliefert von Elementen der Cutis, welche man als Scleroblasten bezeichnen kann. Das Abscheidungsproduct, welches sie liefern, wird durch Aufnahme von Kalksalzen zu der dem Knochengewebe eigenthümlichen Hartsubstanz.

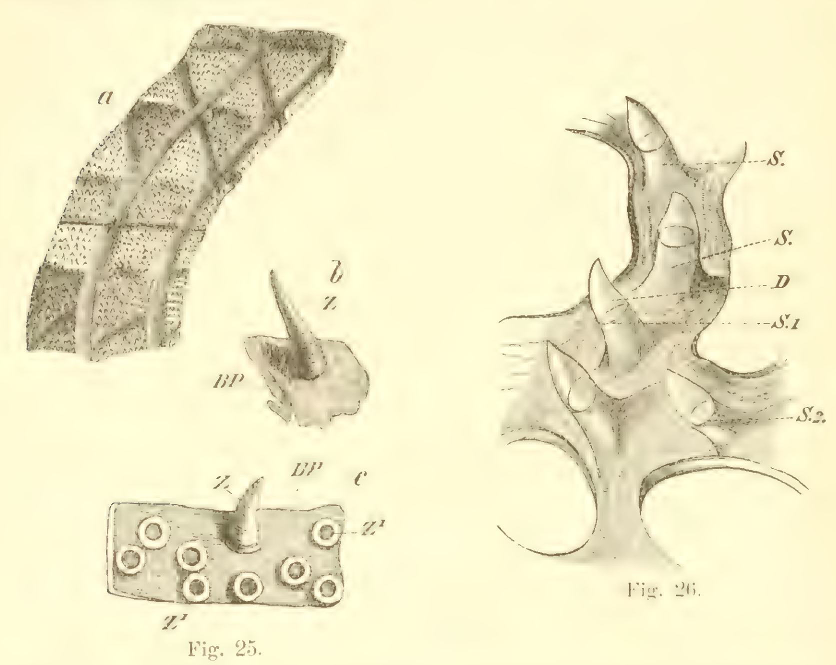


Fig. 25. Fig. 26.

Fig. 25 (nach O. Hertwig). *a* Hautpanzer von Hypostoma Comm. *b* Stachel aus der Bauchhaut von Kallichthys. *c* Flossenplättchen (Schwanzflosse) von Hypostoma. *Z* Hautstacheln, welche bei Z^1 von ihrem Sockel abgebrochen sind. *BP* Basalplatte.

Fig. 26. Hautstacheln von Protopterus. *D* der eigentliche Stachel, *S*, *S* der Sockel desselben, dessen obere Oeffnung bei S^1, S^2 durch den transparenten Stachel (*S*) hindurch im optischen Querschnitt erscheint.

Jene Scleroblasten betheiligen sich neben typischen Odontoblasten bei Selachiern an der Bildung des Dentinmantels, und insofern wird die Grenze zwischen beiden Zellarten völlig verwischt. So stellt sich die bei höheren Thieren immer schärfer ausgesprochene Scheidung beider Zellarten voneinander als eine Differenzirung des Scleroblastenmateriales dar. Zunächst aber behalten beide Zellarten die Eigenschaft bei, von ihrem Product nicht umschlossen zu werden. In Folge dessen entsteht eine dünne, homogene Knochenplatte ohne Knochenkörperchen. In derselben Form tritt nun, um dies gleich hier

[1]) Ganoinbildung von Seiten des Coriums bei Lepidosteus und Polypterus ist in optischer Beziehung dem Schmelz nahe verwandt!

einzuschalten, auch das Knochengewebe regelmässig bei Teleostiern auf; dies gilt z. B. für die Entwicklung der Wirbelsäule und des Kopfskelets. Darin liegt eine palingenetische Thatsache von hoher Bedeutung. Dieser Zustand des homogenen, zellenlosen Knochengewebes dient phylogenetisch wie ontogenetisch als Ausgangspunkt; durch neu erworbene Beziehungen treten dann zahlreiche secundäre Modificationen auf, welche im Einzelnen sehr verschiedenartige Bildungen hervorgehen lassen. Die einfachste Veränderung ist die, dass die Bildungszellen vom Product ihrer eigenen Thätigkeit umschlossen werden, und damit sind typische Knochenkörperchen, welche Ausläufer auszusenden beginnen, entstanden. Allein es fehlt noch jede bestimmte Anordnung der Zellen, wie z. B. Anordnung um Blutgefässcanäle; es handelt sich noch um einen indifferenten Zustand. Complicirtere Verhältnisse ergeben sich erst, wenn andere Glieder der Bindesubstanzreihe zu dem Knochengewebe in Beziehung treten, d. h. wenn im Anschluss an das indifferente Scleroblastengewebe Elemente des Bindegewebes scleroblastische Functionen gewinnen, wenn gleichsam „ein Reiz von Zelle zu Zelle sich fortpflanzt".

Die Ausdehnung der Knochenbildung wird einmal in der Tiefe erfolgen, sodann aber auch in der Fläche Fortschritte machen. Es wird dadurch zur Aufhebung der alten bei Selachiern bestehenden Einheit der Hautossificationen, d. h. zur Verschmelzung von Einheiten kommen, und andrerseits werden (durch das Wachsthum nach der Tiefe) Wechselbeziehungen zum unterliegenden Knorpelgewebe, und damit weitere Complicationen erreicht werden. Die Knorpelhüllen, das Perichondrium, liefern nun dünne Knochenhüllen: es verbinden sich Knorpelgewebe und Knochengewebe zu gemeinsamer Stützfunction. Während sich nun aber das Bindegewebe dem Knorpelgewebe anpasst, d. h. selbst solches bildet, unterliegt das Knorpelgewebe in dem Kampf der Gewebe im Organismus, d. h. es bildet nur selten ebenfalls Knochengewebe, in der Regel geht es — vom Knochengewebe ausser Function gesetzt — zu Grunde.

Das erste Knochengewebe bildet sich also im Dienste der Zahnbildung; die Basalplatte repräsentirt ein Hilfsorgan des Zahnes. Was aber zunächst nur als ein Befestigungsmittel in der Haut gedient hatte, gewann eine selbständige Bedeutung bei der Reduction des Zahnes. So tritt die Basalplatte bei Ganoiden und Teleostiern selbständig auf. Was sie phylogenetisch bedingt hatte, tritt ontogenetisch entweder nach ihr erst auf, oder aber es unterbleibt gänzlich; d. h. die Zähne haben keinen Antheil mehr daran. Also nicht in der Verschmelzung der Zähne miteinander, sondern in der nahen phylogenetischen Beziehung von Zahn zu Knochenplatten liegt das verknüpfende Band zwischen beiden Organsystemen.

Aus dem Vorstehenden erhellt also, dass es sich bei Selachiern um kleine, durch die äusseren Bedeckungen zerstreute Hautzähnchen handelt, welche im Wesentlichen denselben Bau aufweisen, wie die das Gebiss der Wirbelthiere constituirenden Zähne; mit andern Worten: hier wie dort handelt es sich um zwei, auf Grund ihrer Abstammung aus verschiedenen Keimblättern, verschiedene Substanzen, um eine ektodermale Schmelz- und eine mesodermale Zahnbeinsubstanz.

Der ganze Zahn ruht auf einem in seiner ursprünglichen Form rhombischen Knochenplättchen („Basalplatte").

Es wird sich nun die Frage erheben, lassen sich zu diesen Placoidschuppen der Selachier die Hautverknöcherungen, d. h. die Schuppen bezw. Schilder der Ganoiden und Teleostier, in Beziehungen bringen, und, wenn dies der Fall, worin bestehen diese Beziehungen?

Bei den Ganoiden ist der grösste Theil des Körpers bedeckt mit dicken rhombischen Platten. Dieselben sind entweder durch schmale Streifen voneinander getrennt, oder aber sie stossen mit ihren Rändern aneinander. In diesem Falle werden die Ränder ganz glatt, die Ecken scharf ausgeprägt. Als Beispiel dient Acanthodes. Die Ganoidschuppe ist der Placoidschuppe homolog, insofern sie die alte Einheit (rhombische Grundform) fortführt. Sie entspricht in der Hauptmasse der Basalplatte, und zwar den tieferen Theilen derselben. Der Spitzentheil der Placoidschuppe ist rudimentär geworden. Die spiegelnde Ganoinschicht der Lepidosteusschuppe, welche früher fälschlicherweise für Schmelz gehalten wurde, entspricht dem oberflächlichen Theil der Basalplatte. Im Gegensatz zu dem einen mächtigen Stachel der Placoidschuppe ist die Ganoidschuppe des Lepidosteus mit zahlreichen kleinen Zähnchen bedeckt. Darin liegt eine bemerkenswerthe Differenz. Die Zahl der Zähnchen ist eine ganz unbestimmte, und es kommt derselben keine morphologische Bedeutung zu, d. h. die grössere Zahl liefert keinen Grund zu der Annahme, dass jede Ganoidenschuppe einer grossen Zahl von Placoidschuppen im Sinne der Selachier entspreche.

Es handelt sich also im Gegensatz zu den s. Z. von O. Hertwig aufgestellten Satz bei der Umbildung des Selachierkleides in das der Ganoiden nicht um eine Verschmelzung der Basalplatten mehrerer Placoidschuppen zu den Schuppenplatten der Ganoiden.

Die Teleostierschuppe, deren erste Anlage, ähnlich wie dies bei der Placoidschuppenentwicklung der Fall ist, unter der Form kleiner, gegen das Epithel der Epidermis sich vorwölbender Cutispapillen erfolgt, ist der Placoidschuppe homodynam; sie entspricht dem oberflächlichen Theil der Basalplatte derselben; dasselbe gilt für die Teleostierschuppe der Ganoidschuppe gegenüber. Bei der Bildung der Teleostierschuppe nehmen die tiefsten (basalen) Epidermiszellen eine Cylinderform an. Sie ruhen auf einer die Cutispapille überlagernden Basalmembran auf und repräsentiren, wenn auch nicht in derselben excessiven Entwicklung wie bei Selachiern, eine Schmelzmembran (Hofer). Diese scheidet aber keinen Schmelz ab, sondern geht bald eine regresive Metamorphose ein. Es handelt sich also um ein rudimentäres Organ. Im weiteren Verlauf der Entwicklung stellt die Teleostierschuppe eine aus homogenem Knochengewebe bestehende, rhombische Platte dar, welche unmittelbar unter der Epidermis gelegen ist. Diese Platten liegen, der Körperoberfläche parallel [1], nebeneinander.

[1]) Bei Teleostiern unterscheidet man Cycloid- und Ctenoidschuppen; beide sind principiell eins, allein die ersteren sind phyletisch älter, die letzteren jünger. Die Cycloidschuppen sind ganzrandig, rundlich oder polygonal, die Ctenoidschuppen dagegen haben einen gezähnelten, ausgezackten Hinterrand (secundäre Wucherungen des Dentins). Zwischen beiden Schuppenformen bestehen die allerverschiedensten Uebergänge. Stets stecken die Schuppen in Fächern der Cutis, in sogenannten Schuppen-

ohne Berührung der Ränder, in schrägen Reihen angeordnet. Dieser Zustand ist die ontogenetische Wiederholung eines Vorfahrenstadiums (Anschluss an die Ganoiden). Die dachziegelartige Deckung und die Bildung der Schuppentaschen stellen secundäre Complicationen dar. Der Spitzentheil der Placoidschuppe ist mit wenigen Ausnahmen völlig reducirt. Die Oberfläche der Teleostierschuppen geht neue Complicationen ein, welche zu mannigfachen Reliefbildungen führen.

Bei Dipnoërn zeigen die Schuppen in ihrer Lage (schräge Reihen, dachziegelartige Deckung) viel Aehnlichkeit mit den Teleostiern. Hier wie dort liegen sie eingeschlossen in Fächern der Cutis. Sie bestehen aus zwei Schichten. Die äussere besteht aus einer Hartsubstanz, welche in Netzform angeordnet und mit zahlreichen zahnartigen Höckern besetzt ist (Fig. 26); die innere Schicht baut sich aus straffem Bindegewebe auf, welches in den tieferen, mit Kalksalzen imprägnirten Lagen Knochenzellen führt. Auf Grund jener zahnartigen Höcker glaubte ich s. Z. die Entstehung der Dipnoërschuppen aus einem ontogenetisch erfolgenden Zusammenfluss von Placoidschuppen im Sinne derjenigen der Selachier hervorgehend annehmen zu dürfen. Dies war, wie ich jetzt einsehe, ein Irrthum. Es handelt sich dabei überhaupt um keine Zähne, sondern die betreffenden spitzen Prominenzen entwickeln sich durch die Secretion je einer ihnen auflagernden Zelle. Diese gehört dem Bindegewebe an und liegt tief in der Cutis; es fehlt jegliche Beziehung zur Epidermis. Von einer Ableitung der Dipnoërschuppen von denjenigen der Selachier kann also keine Rede sein, ebensowenig aber gilt dies für diejenigen der Ganoiden und Teleostier. Gewisse Aehnlichkeiten mit den Cycloidschuppen sind nicht zu verkennen, allein es handelt sich bei den Cycliferen, Crossopterygiern, Dipnoërn und den Teleostiern um zwei ganz getrennte Entwicklungsbahnen, deren Endpunkte einander ähnlich geworden sind. Die Cycloidschuppe ist also polyphyletischen Ursprungs, und sie ist entstanden zu denken in Folge der dachziegelartigen Deckung, d. h. durch Abrundung der Ecken ursprünglich rhombischer Schilder.

Aus den obigen Auseinandersetzungen dürfte zur Genüge die hohe Bedeutung des Hautskeletes und seine wichtigen Beziehungen zum Wirbelthierskelet im Allgemeinen zu ersehen gewesen sein. Das Hautskelet spielt übrigens nicht allein bei Fischen, wie z. B. bei den fossilen Panzerganoiden, den recenten Knochenganoiden, Panzerwelsen, Lophobranchiern u. v. a., eine grosse Rolle, sondern gelangte einst auch bei zahlreichen, untergegangenen Amphibiengeschlechtern (Ganocephalen, Stegocephalen, Labyrinthodonten) zu starker Entfaltung.

taschen. Mit den Myocommata haben die Schuppen bezüglich ihrer Zahl gar nichts zu thun. An dem sich entwickelnden Organ kann man stets eine oberflächliche, spröde Deckschicht, das als reines Zellproduct aufzufassende Dentin, sowie eine aus mehreren Schichten bindegewebiger Natur bestehende Basalplatte unterscheiden. Beide Schichten verkalken später in einer für jede Schicht typischen Weise ganz unabhängig voneinander.

Die Entwicklung der Schuppen beginnt, um wenigstens einen Fall etwas näher zu betrachten, bei der Forelle erst mehrere Monate nach dem Ausschlüpfen, und zwar am frühesten in der vorderen und mittleren Gegend des Rumpfes im Bereich der Seitenlinie. Von hier aus schreitet die Bildung ventral-, caudal- und dorsalwärts fort. Bezüglich der feineren Vorgänge muss ich auf die Arbeiten von Hofer und Klaatsch verweisen.

Zur Entwicklung besonders starker Platten kam es in der Gegend des Schultergürtels, allein nicht selten war auch, wie dies fast für alle Stegocephalen gilt, der übrige Körper, wie namentlich die Unterseite des Rumpfes, der Extremitäten und des Schwanzes von einem Schuppenkleid überzogen. Dabei besassen die einzelnen Schuppen nach verschiedenen Geschlechtern eine sehr verschiedene Gestalt und waren in vielen Reihen angeordnet, welche von der Medianlinie aus schräg nach beiden Seiten divergirten. So waren sie z. B. bei dem aus der Permformation stammenden Discosaurus (Stegocephale) rundlich und trugen auf einer bindegewebigen Grundlage 7—9 concentrisch angeordnete Reihen von Kalkkörnchen oder -Täfelchen, an welchen man verschiedene Schichten unterscheiden kann.

Von dem starken Hautpanzer untergegangener Amphibiengeschlechter haben sich auf die heutigen Formen dieser Thiergruppe nur geringe Spuren vererbt. Dahin gehören die Knochenplatten, welche sich in der Rückenhaut gewisser Anuren (Ceratophrys dorsata und Ephippifer aurantiacus) entwickeln, und ferner die zwischen die Hautschienen eingesprengten Schuppen der fusslosen Amphibien, der Gymnophionen oder Coecilien. Letztere besitzen manche Vergleichungspunkte mit den Fisch- und Dipnoërschuppen und lassen sich andrerseits auf das Schuppenkleid der uralten Molche (Discosaurus) der Permformationen zurückführen.

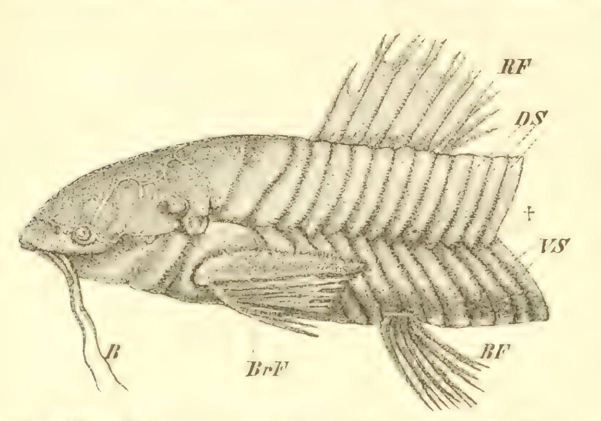


Fig. 27. Hautpanzer eines Panzerwelses (Kallichthys. *B* Barteln, *BrF* Brustflosse, *BF* Bauchflosse, *RE* Rückenflosse, *DS* und *VS* dorsale und ventrale Knochenschilder.

Noch viel mächtiger aber gestaltete sich der Hautpanzer untergegangener Reptiliengeschlechter, wie z. B. derjenige mancher Ornithopoda (Stegosaurus). Hier entwickelten sich metergrosse Knochenplatten und Knochenstacheln bis zu 63 Centim. Länge in der Rückengegend. Auch der Teleosaurus sowie der triassische Aëtosaurus ferratus besassen ein starkes Exoskelet.

Was die Stegosaurier betrifft, so dürfte es von Interesse sein, an der Hand der kürzlich von O. C. Marsh entworfenen Schilderung und Abbildung (vergl. Fig. 28) einen Blick auf die allgemeinen Organisationsverhältnisse ihres Skeletes zu werfen. Ich lege dabei den in Wyoming gefundenen Stegosaurus ungulatus zu Grunde. Dieses der Juraformation angehörige Reptil bewegte sich offenbar schwerfällig. Die hinteren Gliedmaassen, sowie der gewaltige Schwanz weisen darauf hin, dass es sich vielleicht nach Art der Känguruhs auf alle drei, wie auf einem Dreifuss erheben konnte. Der schmale, längliche Kopf war vorne mit einem Hornschnabel überzogen, das Gebiss lässt auf Pflanzennahrung schliessen.

Wirbel und Rippen sind kräftig entwickelt; die Dornfortsätze der ersteren sind in Anpassung an den gleich näher zu schildernden Rückenpanzer sehr lang und stark; überhaupt — und dies gilt namentlich auch für die Gliedmaassen — besitzt das ganze Skelet einen sehr soliden Charakter.

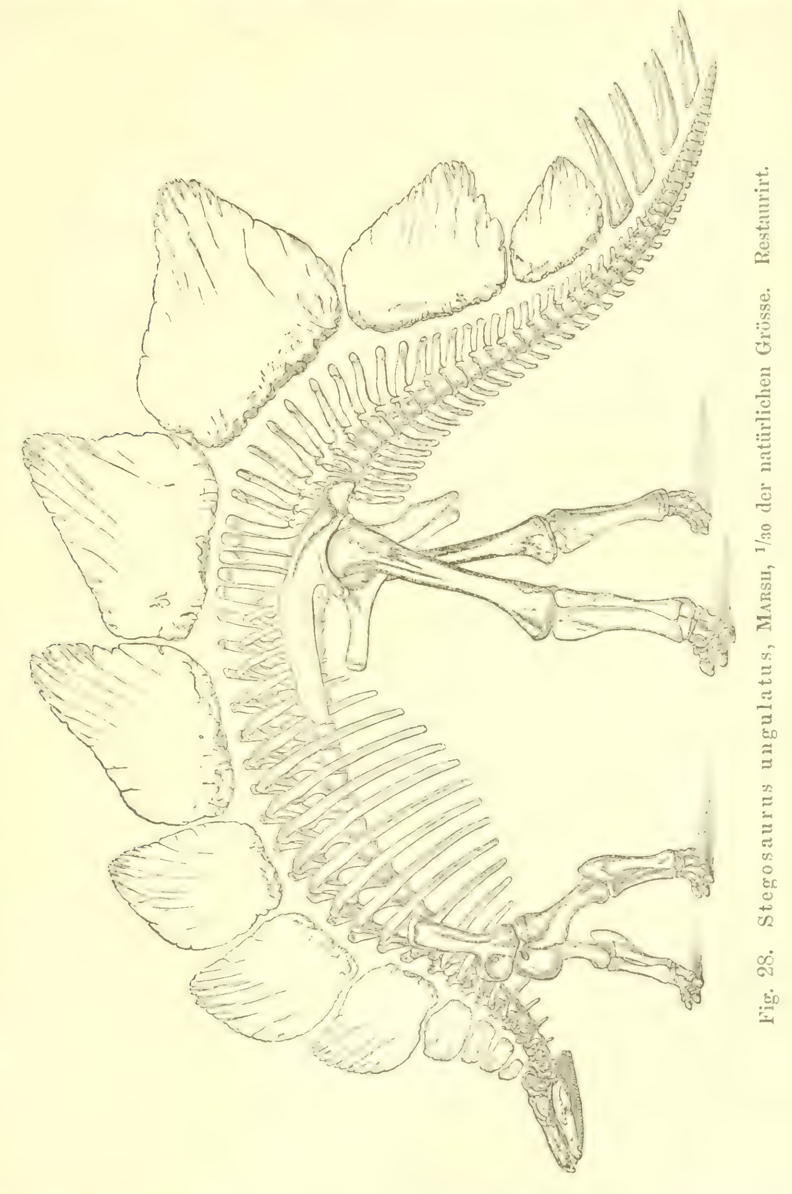


Fig. 28. Stegosaurus ungulatus, Marsh, 1/30 der natürlichen Grösse. Restaurirt.

Die Füsse waren kurz, massiv und mit Hufen am Ende der (functionirenden) Phalangen ausgestattet. Der Vorderfuss trug fünf Zehen, der Hinterfuss muss nach der Marsh'schen Abbildung vier besessen haben.

Das Thier war im Leben mit einem gewaltigen Hautpanzer bedeckt, der sowohl zum Angriff als zur Vertheidigung diente. Die Kehlgegend

war durch eine dicke Haut geschützt, in welcher viele runde Knöchelchen eingebettet waren (Fig. 28). Die auffallendste Erscheinung aber ist die entlang dem Rücken sich erstreckende Reihe mächtiger, vertical stehender Knochenplatten, an welche sich in der hinteren Schwanzgegend vier Paare solider Stacheln anschliessen. Wahrscheinlich befanden sich auch unterhalb des Schwanzes vier flache Stacheln, doch gelingt es nicht, über ihre Lage ganz ins Klare zu kommen.

Alle diese Platten und Stacheln waren während des Lebens mit einem dicken Hornüberzug versehen, welcher ihre Grösse und ihr Gewicht noch bedeutend vermehrt haben muss. Darauf weisen Gefässgruben und andere Unebenheiten hin, welche die Oberfläche derselben bedecken. Nur die Basis der Platten und Stacheln, welche offenbar in die dicke Haut eingesenkt war, blieb frei davon (vergl. O. C. MARSH, Americ. Journ. of Science, Vol. XLII, August 1891).

Auch die kolossalen Dinosaurier aus der Kreideperiode (Ceratopsidae) besassen zum Theil einen kräftigen Hautpanzer (vergl. das Capitel über die Wirbelsäule der Reptilien).

Ein neues Glied der Stegosaurier aus der Kreide, Nodosaurus textilis, dessen Schädel nicht bekannt ist, hatte einen mächtigen Hautknochenpanzer, der die Seiten des Thieres enge umschloss und durch T-förmig ausspringende Rippen gestützt wurde. Er war regelmässig in einer Reihe von nebeneinandersitzenden Knorren angeordnet („Nodosaurus"). Die Aussenfläche derselben macht den Eindruck eines groben Zeuges oder Gewebes. Fünf wohl entwickelte Finger sassen an der Hand und die Vorderextremitäten waren gewaltig entwickelt. Die Gesammtlänge des Thieres betrug etwa 8—9 Meter.

Unter den heutigen Reptilien zeichnen sich die Crocodilier und namentlich die Schildkröten durch ein wohl entwickeltes Hautskelet aus. So unterscheidet man bei den Schildkröten einen aus zahlreichen Stücken bestehenden Rücken- und Bauchschild (Carapax und Plastron). Beide entstehen z. Th. unabhängig vom knorpelig präformirten Innenskelet, d. h. nur als reine Bindegewebsverknöcherungen, was aber nicht ausschliesst, dass das Aussenskelet an manchen Stellen zu dem Innenskelet in innige Lagebeziehung treten und letzteres wohl auch da und dort verdrängen kann. Bezüglich der den Carapax und das Plastron zusammensetzenden Einzeltheile verweise ich auf die Figur 29 A, B und C, sowie auf die Arbeit von HAYCRAFT.

Dass die Vögel beim Hautskelet nicht in Betracht kommen können, wurde schon oben, im Capitel über die Haut, bemerkt.

Unter den Säugethieren sind allein die Loricata (Gürtelthiere) mit einem Hautskelet versehen. Es bildet hier einen aus fünf, beweglich unter einander verbundenen Platten zusammengesetzten Rückenschild; die eine Platte deckt den Kopf, die andere den Hals, eine dritte die Schultern, eine vierte und fünfte die Rücken-, Lenden- und Beckengegend. Auch Schwanz- und Gliedmaassen können von unvollständigen Knochenringen und Platten bedeckt sein. Ob dieses Hautskelet[1]) direct von jenem der Reptilien abzuleiten ist, erscheint sehr zweifelhaft; viel wahrscheinlicher ist, dass es als eine secundäre Bildung aufzufassen ist.

[1]) Von RÖMER, einem Schüler KÜKENTHAL's, steht eine Arbeit hierüber in Aussicht, worin der Nachweis erbracht wird, dass die Vorfahren der heutigen Gürtelthiere mit einem Haarkleid versehen waren.

So ergiebt also ein Rückblick auf das Aussenskelet, dass dasselbe bei den heutigen Thierformen, zumal bei den höheren Klassen, keine allzu grosse Rolle zu spielen

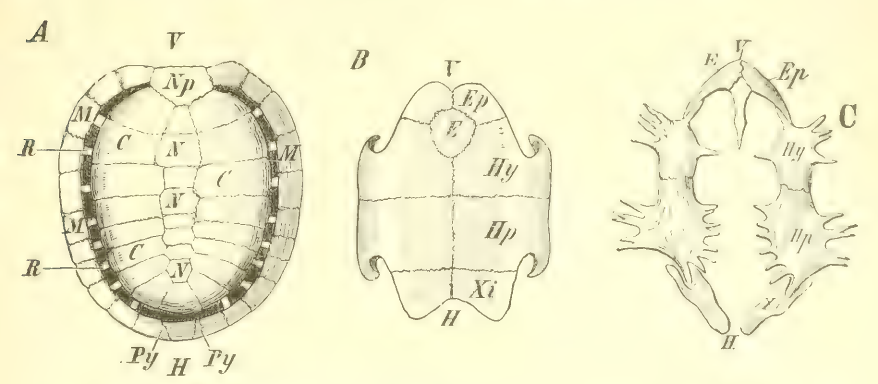


Fig. 29. **A** und **B** Carapax und Plastron einer jungen Testudo graeca, **C** Plastron von Chelone midas. *N*, *N* Neuralplatten, *C*, *C* Costalplatten, *M*, *M* Marginalplatten, *Np* Nuchalplatte, *Py*, *Py* Pygalplatten, *E* Entoplastron, *Ep* Epiplastron, *Hy* Hyoplastron, *Hp* Hypoplastron, *Xi* Xiphiplastron. (*V* bedeutet vorne, *H* hinten.) *RR* Rippen.

berufen ist. Es steht dadurch im Gegensatz zu dem eine viel grössere morphologische Bedeutung beanspruchenden **Innenskelet**, dessen Schilderung nun folgen soll.

II. Inneres Skelet.

1. Wirbelsäule (Columna vertebralis).

Vorläufer nicht nur der Wirbelsäule, sondern des ganzen Skeletes ist, wie schon aus der entwicklungsgeschichtlichen Einleitung zu ersehen war, ein in der Längsaxe des Embryos verlaufender, elastischer Strang, den man mit **Chorda dorsalis** oder **Rückensaite** bezeichnet. Am Kopf- wie am Schwanzende zugespitzt, baut er sich aus einem Gewebe auf, das aus dem inneren Keimblatt hervorgeht, also epithelialen Ursprungs ist. In Folge davon fehlt auch dem aus grossen, saftreichen Zellen bestehenden Parenchym ursprünglich jegliche Zwischensubstanz (Intercellularsubstanz); bald aber treten in den mit einer Membran sich umgebenden Zellen Vacuolen auf, und während eine schleimige Umwandlung des Protoplasmas nebenhergeht, wird eine regressive Metamorphose der Chorda eingeleitet. Dass diesselbe schon in so frühen Stadien der Entwicklung auftritt, beweist, dass das ganze Organ seiner ursprünglichen physiologischen Function schon vor sehr langer Zeit verlustig gegangen sein muss.

Indem jener Process immer weiter fortschreitet, bleiben schliesslich von den im inneren Bezirk der Chorda liegenden Zellen nur noch die Wände übrig. Diese platten sich gegenseitig ab und so erhält das Gewebe eine wabige, maschige, hollundermarkähnliche Structur.

Anders verhält es sich an der Peripherie, wo die betreffenden, allmählich sich abplattenden Zellen in epithelartiger Anordnung saft- und protoplasmareich bleiben und bei der Schaffung jenes Gebildes,

welches man als **innere Chordascheide** (Elastica s. Limitans interna) bezeichnet, die Hauptrolle spielen. Mit andern Worten: die homogene Elastica interna ist ein Product jener peripheren Chordazellen. Ursprünglich ist sie sehr dünn und überall von gleichmässigem Verhalten; später verdickt sie sich in den Zwischenwirbelräumen, während sie vertrebral dünn bleibt; Schwankungen hierin erscheinen jedoch nicht ausgeschlossen.

Dieser Cuticula chordae dicht angelagert findet sich später eine zweite, anfänglich etwas dünnere Cuticularmembran, die Cuticula sceleti, oder die Elastica externa. So ist also die Chorda in einem gewissen Entwicklungsstadium von zwei cuticularen Hüllen umgeben. Die Elastica externa ist nun im Gegensatz zu der E. interna kein Product der Chorda selbst, sondern wird von den dieselbe umgebenden Zellen des sogenannten skeletogenen Gewebes geliefert. Diese, ein epithelartiges Lager bildenden Zellen stellen die äussere Chordascheide (Elastica s. Limitans externa) früherer Autoren dar. C. Hasse, dem wir sehr werthvolle Beiträge hierüber verdanken, nennt die äussere Chordascheide „innere Zellschicht des skeletogenen Gewebes“, und ich verweise bezüglich der feineren histogenetischen Vorgänge auf die betr. Arbeiten des genannten Forschers.

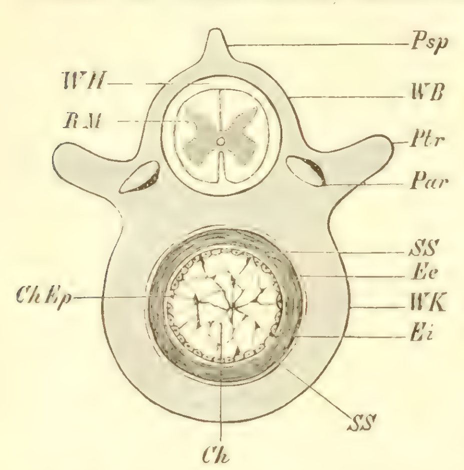


Fig. 30. Typus eines Wirbels mit eingezeichneter Chorda dorsalis. *WK* Wirbelkörper, *WB* Wirbelbogen, *WH* Wirbelhöhle (Canalis spinalis), *Ptr* Processus transversus, *Par* Processus articularis, *Psp* Processus spinosus, *Ch* Chorda dorsalis, *ChEp* periphere Zone derselben, in welcher sich die Zellen epithelartig anordnen („Chordaepithel“), *Ei* Elastica interna, *Ee* Elastica externa, *SS* skeletogene Schicht, *RM* Rückenmark.

Aus dem Vorstehenden erhellt, dass die Gliederung der Wirbelsäule[1]) sich erst secundär anbahnt und dass dieselbe auf bestimmten, im umgebenden Gewebe platzgreifenden Wachsthumsvorgängen beruht. Dabei spielt das Muskelsystem in mechanischer Beziehung die allererste Rolle, denn dieses ist in phylogenetischer Beziehung als

[1]) R. Remak wies zuerst nach, dass die Somiten („Urwirbel“) keineswegs den späteren Wirbeln entsprechen, sondern dass aus ihnen zunächst die intervertebralen Muskeln hervorgehen, während die Wirbel und Zwischenwirbelbänder erst durch einen eigenthümlichen Neugliederungsprocess aus den Somitenkernen hervorwachsen sollten. Neuere Forschungen haben hierfür im Wesentlichen eine Bestätigung geliefert, allein diese Lehre wurde noch weiter, wie namentlich von V. v. Ebner, ausgebaut. Letzterer wies an Reptilien-Embryonen (Natter) nach, dass sich die Intervertebralspalte des skeletbildenden Abschnittes der Urwirbel zu einer gewissen Entwicklungsperiode von innen nach aussen direct in den hier noch klaffenden Hohlraum der Somitenhöhle fortsetzt. Es erscheint somit die Intervertebralspalte, welch letztere jedoch keineswegs mit der erst viel später entstehenden Gelenkhöhle identisch ist, als eine directe Fortsetzung der Mitte der Somitenhöhle, und sie entspricht den späteren Wirbelgrenzen. Mit anderen Worten: die längs der Spalten liegenden, aus den Urwirbeln stammenden Zellenmassen enthalten die Wirbelanlage. Bezüglich des späteren Wiederverschwindens der Intervertebralspalte im Bereich des Intervertebralknorpels verweise ich auf die Arbeiten von V. v. Ebner.

das eigentliche formative Princip des Axen-Skeletes zu bezeichnen. Von jener Gliederung ist in dem ersten Entwicklungsstadium der Wirbelsäule, welches man als **häutige Wirbelsäule** bezeichnet, noch nichts zu erkennen. Sie wird erst dadurch eingeleitet, dass in der vorher faserig-häutigen Masse des skeletogenen Gewebes, in unmittelbarer Nähe der Chorda, knorpelige Herde auftreten, welche eine segmentale Anordnung (Metamerenbildung) zeigen und welche die Anlage der Wirbelkörper, resp. Wirbelbogen darstellen. Damit ist das zweite, das **knorpelige Entwicklungsstadium** der Wirbelsäule erreicht, und endlich kann es noch zu Ossificationsprocessen kommen (**knöchernes Stadium**). Die sich nicht consolidirenden Gewebstheile werden zu den Bandapparaten der Wirbelsäule (Ligamenta intervertebralia etc.).

Bei diesen eben beschriebenen Differenzirungen des skeletogenen Gewebes erleidet die Chorda dorsalis bei den verschiedenen Thiergruppen ein sehr verschiedenes Schicksal; so kann sie als ein gleichmässig cylindrischer Strang fortbestehen, resp. weiterwachsen, oder erfährt sie von Seiten der Wirbelkörper die mannigfachsten Wachsthumsbeschränkungen (Einschnürungen etc.), oder endlich kann sie gänzlich zu Grunde gehen.

Dazu gesellen sich dann im knorpeligen und knöchernen Stadium die verschiedensten Fortsatzbildungen (Processus spinosi, transversi, articulares etc.), oder kommt es, wie z. B. in der Nacken-, Kreuz- und Steissbeingegend, zu Verschmelzungen einzelner Wirbel untereinander.

Die alte Anatomie hat die das Rückenmark, das Neuron, umschliessenden Spangen oder Bogen als Neurapophysen bezeichnet und ihnen die vom Wirbelkörper entspringenden, ventral gerichteten Fortsätze, welche da und dort die grossen, in der Längsaxe des Körpers verlaufenden Blutgefässe umschliessen, als Hämapophysen gegenübergestellt.

Alle diese ontogenetisch auftretenden Stadien finden nun in der Stammesentwicklung ihre vollständige Parallele, wie dies die folgenden Capitel darthun sollen.

Fische und Dipnoër.

Die Wirbelsäule aller Fische zeichnet sich durch einen sehr einheitlichen Charakter ihrer Elemente aus, so dass man stets nur einen Rumpf- und einen Schwanztheil[1]) unterscheiden kann. Die Grenze zwischen beiden fällt mit dem Hinterende der Leibeshöhle zusammen.

Während die die ganze Körperlänge durchsetzende, nur von weichem Blastem umgebene Chorda dorsalis des Amphioxus[2]) noch

---

[1]) Was den Schwanz der Wirbeltiere im Allgemeinen betrifft, so ist, wie dies F. Keibel vor Kurzem in überzeugendster Weise dargethan hat, stets im Auge zu behalten, dass derselbe keinen festen Platz in der Metamerengliederung des Wirbelthierkörpers hat, dass also der Bereich des Schwanzes durch die ganze Vertebraten-Reihe hindurch ein wandelbarer ist. Ich erinnere hierbei an die Untersuchungen von Claus, Credner und Rosenberg, welch Letzterer sich, auf diesen Thatsachen fussend, geradezu verleiten liess, dem menschlichen Embryo einen Schwanz überhaupt abzusprechen (vgl. später den betreffenden Passus im Capitel über die Säugethiere).

[2]) Entgegen früheren Auffassungen bemerke ich, dass die Chorda des Amphioxus, wie auch deren Scheide, welche aus concentrisch angeordneten Bindegewebsfasern besteht, in ihrem Bau von derjenigen der übrigen Wirbelthiere principiell nicht

den frühesten, embryonalen, gänzlich ungegliederten Typus darstellt, treten in der Reihe der **Cyclostomen**, und zwar namentlich bei Petromyzonten schon mannigfach gestaltete Knorpelelemente auf, welche der derben, fibrillären Chordascheide in Form von Bogenrudimenten direct aufsitzen, dorsal aber in der Mittellinie nicht zusammenfliessen. Jene Knorpelstücke, von denen je zwei Paare auf ein Muskelsegment entfallen, sind den später zu betrachtenden Intercalarstücken der Selachier homolog zu erachten. Sie dienen in erster Linie als Ansatz- und Ursprungspunkte für die Muskeln, welche dadurch an Leistungsfähigkeit gewinnen, zugleich erhält auch das Rückenmark einen Schutzapparat.

In der mittleren Körperregion treten auch dorsal von den Wirbelbogen liegende Processus spinosi, also Dornfortsätze, auf. In der Schwanzgegend, wo die Bogen zu einer continuirlichen, nur von den Nervenlöchern durchbrochenen Knorpelleiste zusammenfliessen, erscheinen

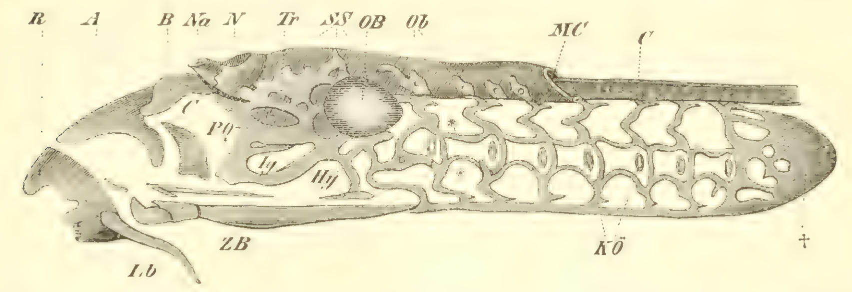


Fig. 31. Kopfskelet von Petromyzon Planeri. *Lb* Labialknorpel, *R* knorpeliges, ringförmiges Skelet des Saugmundes, *A*, *B*, *C* drei weitere Stützplatten des Saugmundes, *ZB* Zungenbein, *Na* Apertura nasalis externa, *N* Nasensack, *Tr* Trabekel, *PQ* Palato-Quadratum, *Ig* Spange, die noch zum Palato-quadratum gehört, *SS* fibröses Schädelrohr, welches nach hinten bei *MC* (Medullarkanal) durchschnitten ist, *OB* Ohrblase, *Ob* obere Bogen, *Hy* Hyoid, *KO* Kiemenöffnungen, † hinterer Blindsack des Kiemenkorbes, ** Querspangen des Kiemenkorbes, *C* Chorda.

auch untere Bogen, und diese vereinigen sich mit unteren Processus spinosi in ganz ähnlicher Weise, wie dies mit den oberen Dornfortsätzen der Fall ist (vergl. den Passus auf pag. 55, wo von Neuro- und Hämapophysen die Rede ist).

Bei Ammocoetes finden sich Knorpelelemente nur in der Schwanzgegend. Der Schwanzknorpel von Myxine[1]) und Bdellostoma ähnelt sehr dem der Petromyzonten und des Ammocoetes. Bei allen diesen unterscheiden sich die knorpeligen Dornfortsätze von denjenigen der Haie und Rochen dadurch, dass sie ungegliedert sind. Zwei von der Basis cranii von Petromyzon an der Ventralseite der Chorda nach rückwärts

abweicht, d. h. sie besteht auch hier aus grossen, blasigen Zellen. Die in ihr beschriebenen Scheiben oder Platten kommen auch bei Ganoiden (Acipenser ruthenus) und Cyclostomen (Petromyzon) vor. Sie sind weder hier noch dort beständig, sondern ein Product der Verschmelzung von Zellen (Folge von Druckverhältnissen und der Wirkung gewisser Reagentien) (Lwoff).

[1]) Die Chorda dorsalis reicht bei Myxine merkwürdigerweise nicht so weit nach rückwärts, wie das Rückenmark. Dieses liegt mit seinem letzten, bindegewebig umgewandelten, etwas aufgeknäuelten Ende in einer ampullenartigen Erweiterung des Spinalcanales (G. Retzius).

sich erstreckende, schmale Knorpelstreifen sind, wenn auch nicht immer regelmässig, segmentirt und können als die ersten Andeutungen von Wirbelkörpern gelten, ganz ähnlich, wie sie z. B. bei Chimaera vorkommen. Auch bei Sturionen finden sich derartige Bildungen.

Wir sehen also, dass die Myxinoiden und Ammocoetes mit ihrer ungegliederten Wirbelsäule eine niedrigere Entwicklung darbieten als die Petromyzonten, bei welchen die Spuren einer Segmentirung nicht zu verkennen sind (vergl. auch P. Bujor im Verzeichniss wichtiger, auf einzelne Thiere und Thiergruppen sich erstreckender Arbeiten).

An diese Verhältnisse der Cyclostomen lassen sich diejenigen der **Knorpelganoiden, Chimären** und **Dipnoër** direct anknüpfen, insofern sich auch bei ihnen der metamere Charakter im Wesentlichen durch die oberen Bogen ausspricht.

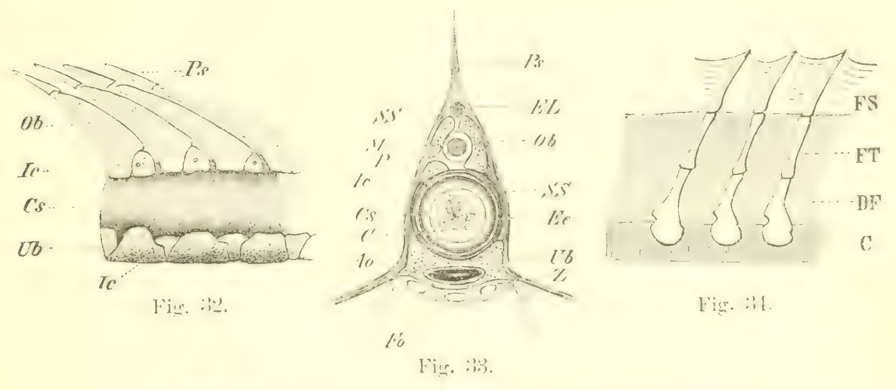


Fig. 32. Wirbelsäule von Spatularia, seitliche Ansicht.

Fig. 33. Wirbelsäule von Acipenser ruth. aus dem vorderen Körperabschnitt. *Ps* Processus spinosi, *EL* elastisches Längsband, *SS* fibrilläres Gewebe, *Ob* obere Bogen, *M* Medulla spinal., *P* Pia, *Ic* Intercalarstücke, *Cs* Chordascheide, *C* Chorda dors., *Ec* Elastica externa, *Ub* untere Bogen, *Ao* Aorta, *Fo* medianwärts einspringende Querspangen der unteren Bogen, welche ventralwärts die Aorta umschliessen, *Z* Basalstümpfe der unteren Bogen.

Fig. 34. Stück der Wirbelsäule von Protopterus, seitliche Ansicht. *C* Chorda, *DF* Dornfortsätze, *FT* Flossenträger, *FS* Flossenstrahlen.

Statt der Wirbelkörper fungirt hier die starke, concentrisch geschichtete Chordascheide (Fig. 33 *Cs*), in welcher sich dorsal wie ventral paarig angeordnete Knorpelplatten entwickeln. Die dorsalen wachsen zu den schon erwähnten oberen, die ventralen zu unteren Bogen aus (Fig. 32, 33 *Ob*, *Ub*). Letztere umschliessen in der Schwanzgegend die Aorta- und die Vena caudalis, weiter nach vorne aber kommt es nicht mehr zum Zusammenschluss des Knorpels in der ventralen Mittellinie, und in Folge dessen endet der untere Bogen jederseits in einem lateralwärts gerichteten Knorpelzapfen, „Basalstumpf", der sich abgliedern und rippenartige Anhängsel darstellen kann. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei Selachiern und Teleostiern. Zur weiteren Festigung der Wirbelsäule treten bei Knorpelganoiden und Selachiern zwischen den oberen und unteren Bogen sogenannte Schaltstücke (Intercalaria) auf (Fig. 32, 33 *Ic*).

Eine viel höhere Stufe erreicht die Wirbelsäule der **Knochenganoiden** dadurch, dass sich bei ihnen rings um die Chorda Knorpel entwickelt, von dem die Bögen unmittelbar auswachsen und von dem auch die Bildung der eigentlichen Wirbelkörper ihren Ausgang nimmt. Zugleich tritt im Bereich des ganzen Wirbels ein ausgedehnter Ossificationsprocess auf, welcher der Wirbelsäule ein ungemein derbes und festes Aussehen verleiht. Hand in Hand damit zeigt die Chorda kein gleichmässiges Wachsthum mehr, sondern erscheint im Centrum jedes Wirbelkörpers, also vertebral, d. h. innerhalb des Wirbelkörpers, eingeschnürt, resp. ganz abgeschnürt, während sie intervertebral ausgedehnt bleibt und so gewissermaassen die Kitt- oder Ausfüllmasse abgiebt für je zwei aneinanderstossende Wirbelkörper (Fig. 36 *C*, *C*¹). Diesen Vorgang

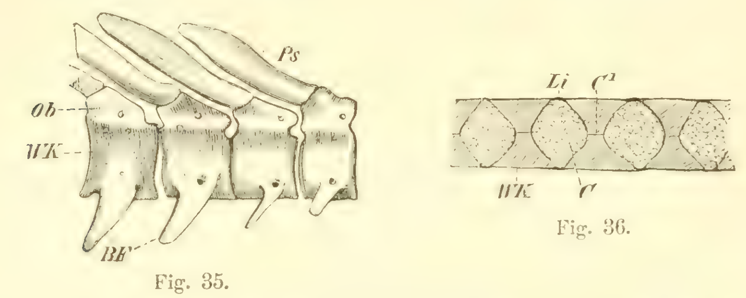


Fig. 35.

Fig. 36.

Fig. 35. Stück der Wirbelsäule von Polypterus. *WK* Wirbelkörper, *BF* Basalfortsätze (Basalstümpfe), *Ob* obere Bogen, *Ps* Processus spinosi.

Fig. 36. Schematische Darstellung des intervertebralen Chordawachsthums. *C*, *C*¹ ausgedehnte und eingeschnürte Chorda, *WK* Wirbelkörper, *Li* Ligamenta intervertebralia.

können wir bei sämmtlichen übrigen Fischen, also bei Selachiern und Teleostiern, wieder constatiren, und so wird also hier der Wirbelkörper stets tief biconcav sein und einen Doppelkegel darstellen.

Von diesem Verhalten macht einer der Knochenganoiden, nämlich Lepidosteus, eine bewerkenswerthe Ausnahme, insofern es zwischen den einzelnen Wirbelkörpern zu förmlichen Gelenkbildungen kommt. Am hinteren Umfang jedes Wirbelkörpers entwickelt sich hier eine Grube, in welcher der nächst hintere Wirbel mit einem Gelenkkopf eingelassen ist. Bei ausgewachsenen Exemplaren ist die Chorda (mit Ausnahme der Schwanzgegend) gänzlich verschwunden, in der Fötalperiode aber zeigt sie sich intravertebral ausgedehnt, intervertebral aber eingeschnürt, ein Verhalten, das uns erst wieder bei höheren Typen, wie z. B. bei Reptilien, entgegentritt.

Der primitive Charakter der Fischwirbelsäule findet auch darin seinen Ausdruck, dass es nur ausnahmsweise zu einer, dorsalwärts erfolgenden Verwachsung der Bogentheile untereinander kommt. In der Regel wird der Abschluss durch besondere Knorpelplättchen und ein stets vorhandenes, elastisches Längsband erzielt. Zuweilen keilen sich auch die Dornfortsätze pflockartig zwischen die Bogenhälften hinein. Dasselbe gilt auch für die im Caudalabschnitte der Wirbelsäule auftretenden, unteren Bildungen gleichen Namens.

Eine besondere Aufmerksamkeit erheischt die Schwanzwirbelsäule der Fische, und wir haben dabei von dem primitiven Verhalten des Amphioxus, der Cyclostomen und Dipnoër

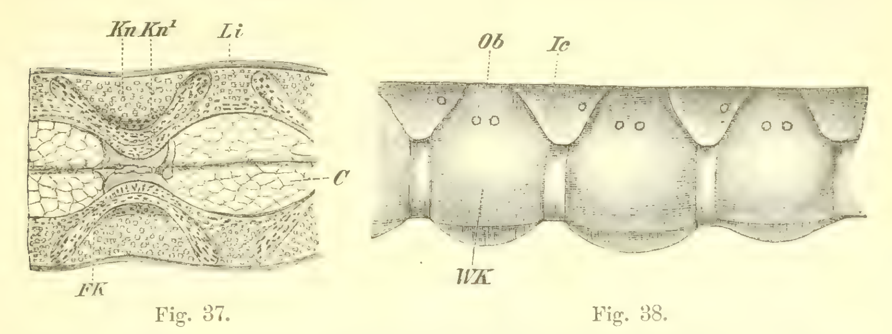


Fig. 37. Fig. 38.

Fig. 37. Stück der Wirbelsäule eines jungen Haifisches (Scyllium can.). Nach CARTIER. *C* Chorda, *Kn* äussere, *Kn*¹ innere Knorpelzone, *FK* die dazwischen liegende, in Verkalkung begriffene Faserknorpelmasse, *Li* Intervertebralligament.

Fig. 38. Stück der Wirbelsäule von Scymnus. *WK* Wirbelkörper, *Ob* obere Bogen, *Ic* Intercalarstücke. Die in den Bogen und den Intercalarstücken sichtbaren Löcher bezeichnen den Austritt der Spinalnerven.

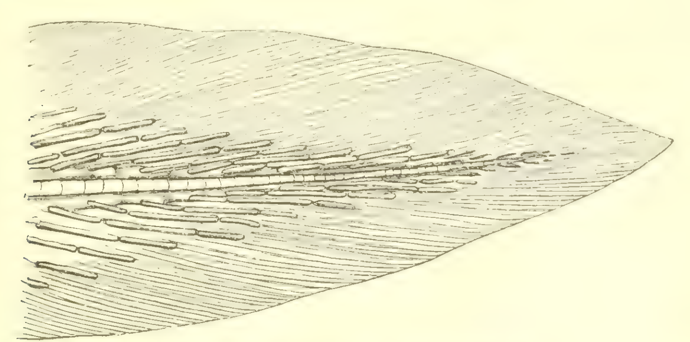


Fig. 39. Schwanz von Protopterus.

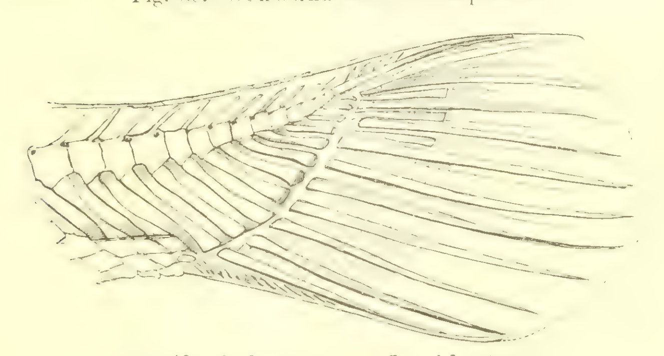


Fig. 40. Schwanz von Lepidosteus.

auszugehen. Hier läuft die Chorda dorsalis vollkommen gerade bis ans Hinterende des Körpers und wird ganz symmetrisch von der Schwanzflosse umgeben. (Homocerker Fischschwanz.) Diesem

Verhalten begegnen wir auch bei devonischen Fischen, sowie in den Jugendstadien der Knochenfische (Fig. 39). Bald tritt aber hier, in Folge ungleicher Wachsthumsverhältnisse, eine stärkere Entwicklung der ventralen Hälfte der Schwanzflosse resp. ihres Stützskeletes ein und dadurch erfährt die Wirbelsäule eine Abweichung in dorsaler Richtung (Heterocerker Fischschwanz) (Fig. 40). Die Heterocerkie kann eine äusserlich sofort erkennbare sein (viele fossile Fische), oder ist sie nur eine innerliche und wird durch eine mehr oder weniger symmetrische Schwanzflosse äusserlich maskirt (Lepidosteus, Amia, Salmo, Esox u. v. a.).

Haie und Ganoiden besitzen eine grössere Wirbelzahl (bis nahe an 400) als die Teleostier, bei welchen selten mehr als 70 Wirbel getroffen werden; der Aal besitzt übrigens circa 200.

Amphibien.

Abgesehen von den fusslosen Schleichenlurchen kann man an der Wirbelsäule aller Amphibien einen Hals-, Brust-, Lenden-, Kreuzbein- und Schwanztheil unterscheiden, und diese Abgrenzung in zahlreichere Regionen lässt sich von hier bis zu den Säugethieren hinauf durchführen.

Wie bei den meisten Fischen, so erleidet auch bei den Urodelen im Larvenzustand die Chorda dorsalis eine vertebrale Einschnürung, während sie intervertebral weiterwächst und sich dementsprechend ausdehnt. Also handelt es sich auch hier um amphicöle Wirbel. Weiterhin entwickeln sich intervertebrale Knorpelmassen, welche, centralwärts fortwuchernd, die Chorda mehr und mehr einschnüren, so dass sie schliesslich ganz zum Schwund gebracht werden kann. Endlich tritt ein Differenzirungs-, sowie ein von der Peripherie fortschreitender Resorptionsprocess in den betreffenden Knorpeltheilen auf; es kommt in ihrem Innern zur Bildung einer Gelenkhöhle, so dass man am Wirbelkörper der höheren Urodelen vorne einen von Knorpel überzogenen Gelenkkopf, hinten dagegen eine von Knorpel ausgekleidete Pfanne unterscheiden kann (opisthocöler Wirbelcharakter). (Ein Blick auf die Fig. 41 A—D wird dieses deutlich illustriren.)

Somit kann man in der Ausbildung der Urodelenwirbelsäule drei Etappen unterscheiden: 1) eine Verbindung der einzelnen Wirbelkörper durch die intervertebral ausgedehnte Chorda dorsalis; 2) eine Verbindung durch intervertebrale Knorpelmassen und 3) endlich eine gelenkige Verbindung. Diese drei verschiedenen Entwicklungsstadien finden ihre vollkommene Parallele in der Stammesentwicklung der geschwänzten Amphibien, indem sowohl alle fossilen Formen, wie z. B. die Stegocephalen der Kohle und die Labyrinthodonten, als auch die Ichthyoden, Derotremen, sowie viele Salamandrinen einfach biconcave Wirbel ohne Differenzirung von Gelenkköpfen und -Pfannen aufweisen.

Auf Grund der von Credner über die Urvierfüssler (Eotetrapoda) angestellten Untersuchungen kann man dieselben nach der Organisation der Wirbelsäule in folgende Gruppen eintheilen:

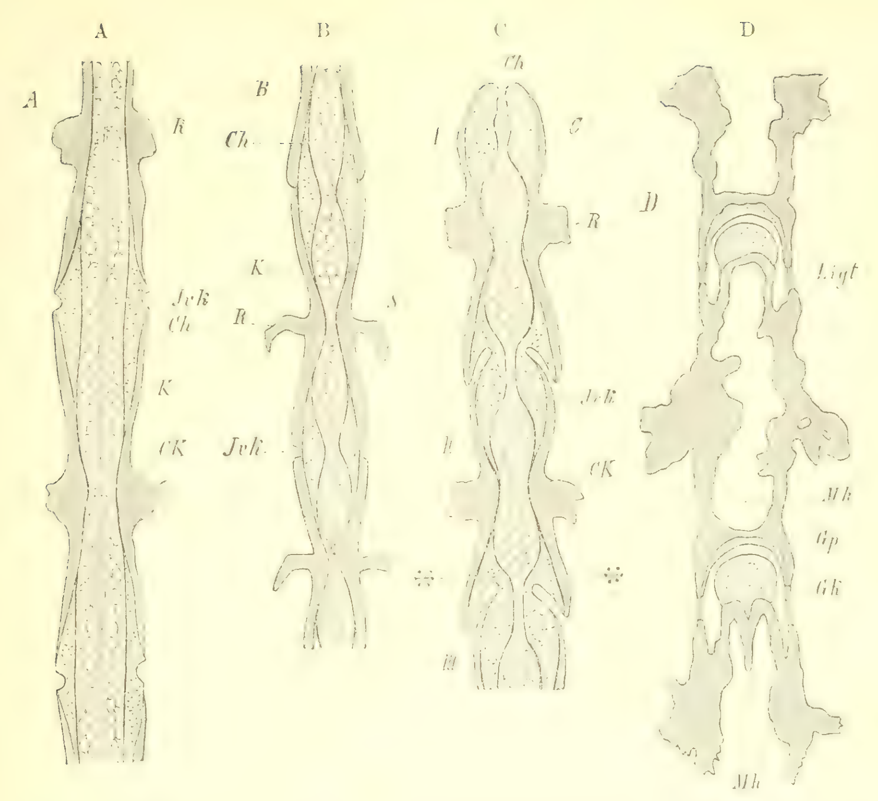


Fig. 41. Längsdurchschnitte durch die Wirbelsäule einiger Urodelen. **A** von Ranodon sib., **B** von Amblystoma tigrinum, **C** von Gyrinophilus porphyr. (die drei vordersten Wirbel *I*, *II*, *III*), **D** von Salamandrina perspicill. *Ch* Chorda, *Jvk* Intervertebralknorpel, *CK* Intervertebrale Knorpel- und Fettzellen, *K* Peripherer Knochenmantel des Wirbelkörpers, *R* Rippen und Querfortsätze, *S* Intervertebrale Einschnürung der Chorda bei Amblystoma tigr. ohne Knorpel- und Fettzellen. ** Die intervertebral liegenden Knorpelcommissuren. *Mh*, *Mh* Markhöhlen, *Gp*, *Gk* Gelenkpfanne und Gelenkkopf. *Ligt* Ligamenta intervertebralia.

I. **Stegocephala**[1]) (Schuppenlurche) mit vorwiegendem Amphibien-Charakter (salamanderähnlich).

a) Phyllospondyli (Blattwirbler); Rückenmark von oberen Bogen, die Chorda nur von zwei zarten Knochenblättern (wohl Intercentra) bedeckt.

1) Branchiosaurus amblystomus;
2) Pelosaurus laticeps;
3) Melanerpeton pulcherrimum;
4) (?) Acanthostoma vorax.

Ein Phyllospondylus besteht also aus vier Knochenblättern, welche je in der ventralen und dorsalen Mittellinie, wie auch auf jeder

[1]) Der Schwanz aller Stegocephalen zeichnet sich im Gegensatz zu den heutigen Urodelen durch seine Kürze aus, er war stummelartig und erreichte nur $^1/_4$—$^1/_3$ der Rumpflänge. Die grosse Breite seines Anfangstückes war durch 6—8 Paare von Caudalrippen bedingt.

Seite voneinander getrennt bleiben. Auf jeder Hälfte des Wirbels unterscheidet man demnach zwei Stücke, ein dorso-laterales und ein ventro-laterales. Ersteres besteht aus dem halben Processus spinosus, dem halben Wirbelbogen und den damit einheitlich verbundenen Processus articularis und transversus; das ventro-laterale Stück wird als Intercentrum bezeichnet (Fig. 42). Dasselbe verdoppelt von unten her den Processus transversus.

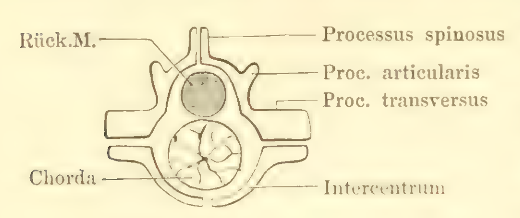


Fig. 42. Ein Phyllospondylus.

b) Temnospondyli (Rhachitomi, Kranzwirbler), Rückenmark von oberen Bogen, die Chorda von zwei seitlichen Knochenplatten (Pleurocentren) und einer ventralen Platte (dem Intercentrum) bedeckt.

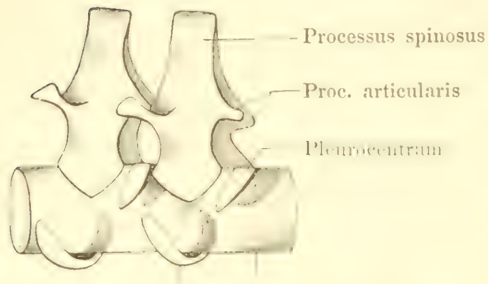


Fig. 43. Ein Temnospondylus.

5) Archegosaurus Decheni;
6) Discosaurus permianus;
7) Sclerocephalus labyrinthicus;
8) Sparagmites arciger.

Ein Temnospondylus besitzt ausser den oberen Bogen und den hie und da verwachsenden Dornfortsatzhälften ein unpaar gewordenes, d. h. medianwärts verwachsenes Intercentrum, sowie jederseits ein Pleurocentrum, welches das eigentliche Wirbelcentrum repräsentirt. Dieses ist also ursprünglich paariger Natur (Fig. 43).

c) Lepospondyli (Hülsenwirbler), Rückenmark von oberen Bogen, Chorda von einer einheitlichen, rings geschlossenen, sanduhrförmigen Hülse (dem Centrum) umgeben.

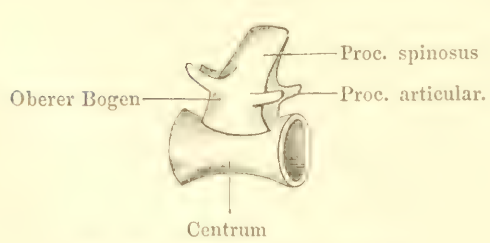


Fig. 44. Ein Lepospondylus.

9) Hylonomus Geinitzi;
10) Petrobates truncatus.

II. **Proganosauria**, rhynchocephalenartige Thiere mit vorwiegendem Reptiliencharakter.

a) Palaeohatteridae.
b) Kadaliosauridae.

Während sich nun die Wirbel der Urodelen nicht von der Chordascheide aus, sondern, wie in der Einleitung schon erwähnt, im umgebenden Bindegewebe, ohne präformirte Knorpelgrundlage, entwickeln, sind diejenigen der ungeschwänzten Amphibien (Anuren), genau wie diejenigen der Knochenganoiden und höheren Vertebraten, knorpelig präformirt. Stets kommt es zwischen den einzelnen Wirbelkörpern zu echten Gelenkbildungen, und zwar

entsteht der Gelenkkopf in der Regel am hinteren, die Gelenkpfanne am vorderen Wirbelende (procöler Wirbelcharakter). Ein weiterer Unterschied liegt in dem Verhalten der Chorda, indem sie intravertebral länger persistirt als vertebral, ein Verhalten, das zu den Reptilien hinüberführt. Endlich wäre noch auf die Configuration der Schwanzwirbelsäule, als einen Hauptdifferenzpunkt zwischen geschwänzten und ungeschwänzten Amphibien, aufmerksam zu machen. Der lange, an die Urodelen erinnernde Caudaltheil der Froschlarven-Wirbelsäule geht mit der Verwandlung des Thieres allmählich einer regressiven Metamorphose entgegen und die innerhalb des Rumpfes gelegenen Wirbel fliessen schliesslich zu einem langen, ungegliederten, dolchartigen Knochen, dem sog. Steissbein (Os coccygis), synostotisch miteinander zusammen (Fig. 45 *Oc*).

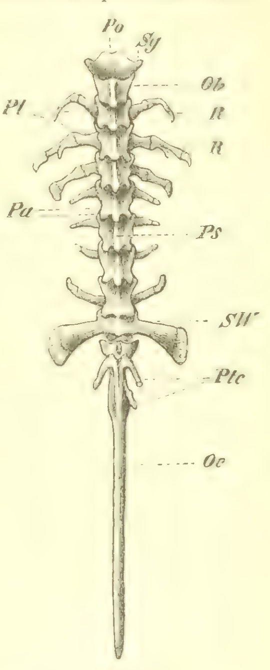


Fig. 45. Wirbelsäule von Discoglossus pictus. *Pa* Processus articulares, *Ps* Processus spinosi, *Pt* Processus transversi der Rumpfwirbelsäule. *Pte* Processus transversi der Caudalwirbelsäule (Os coccygis, *Oc*), *SW* Sacralwirbel, *Ob* oberer Bogen des ersten Wirbels, *Sg* seine seitlichen Gelenkflächen, *Po* sein vorderer Fortsatz, *R* Rippen.

Die oberen Wirbelbogen entstehen in directem Zusammenhang mit den Wirbelkörpern und dies gilt auch für die unteren. Letztere sind einzig und allein auf die Schwanzwirbelsäule der Urodelen beschränkt und entsprechen nach Hatschek den früher schon erwähnten Fischrippen (vergl. die Rippen).

Die Dornfortsätze, sowie die vom zweiten Wirbel an auftretenden, in der Regel doppelwurzeligen Querfortsätze zeigen die allerverschiedensten, häufig nach Körpergegenden variirenden Gestaltungen und Grössenverhältnisse. Eine besonders starke Entfaltung — und dies gilt vor Allem für die Anuren — zeigt der Processus transversus des das Becken tragenden, einzigen Sacralwirbels.

An jedem Wirbel unterscheidet man bei allen Amphibien zwei Paare von Gelenkfortsätzen (Processus articulares s. obliqui), welche an der vorderen und hinteren Circumferenz der Basis des Wirbelbogens angeordnet sind und mit überknorpelten Flächen von Wirbel zu Wirbel dachziegelartig übereinandergreifen (Fig. 43, 45 *Pa*). Rechnet man dazu noch das Verhalten der Dornfortsätze, die, wie oben erwähnt, bei manchen Urodelen miteinander articuliren können, so lässt sich verstehen, wie aus der in ihren einzelnen Gliedern nur wenig beweglichen Wirbelsäule der Ganoiden und Selachier bei Amphibien, wie vor Allem bei Urodelen, eine elegante, in ihren einzelnen Stücken leicht bewegliche Kette geworden ist, welche in letzter Instanz zurückzuführen ist auf die veränderte, dem Landleben angepasste Bewegungsart des Thieres.

Es erübrigt noch, auf den ersten Wirbel, die einzige Vertebra cervicalis der Amphibien, einen Blick zu werfen. Durch seine Beziehungen zum Schädel ist er in einer Weise modificirt, wie dies nirgends in der Reihe der Fische zur Beobachtung kommt.

Von den Amphibien an macht sich von Seiten der Halswirbelsäule und des Schädels das Bestreben bemerklich, eine immer freiere Beweglichkeit zu erreichen. Der erste Wirbel der Amphibien zeichnet sich den übrigen Wirbeln gegenüber im Wesentlichen durch negative Charaktere aus, indem er nur einen einfachen Ring darstellt mit einem schwach entwickelten Wirbelkörper: Querfortsätze und Rippen fehlen in der Regel, oder sind die Querfortsätze nur rudimentär vorhanden. Seine directe Anlagerung an den Schädel hat diesem Wirbel den Namen Atlas verschafft, jedoch mit Unrecht, da der eigentliche Atlas der Amphibien, d. h. der erste Wirbel der übrigen Vertebraten, wohl ursprünglich als discrete Masse sich anlegt, später aber seine Selbständigkeit aufgiebt und mit dem Occipitaltheil des Schädels zu einer Masse zusammenfliesst (PH. STÖHR). Aus diesem Grunde ist der sogenannte Atlas der Amphibien kein solcher, sondern entspricht dem Epistropheus der höheren Vertebraten, d. h. dem zweiten Wirbel derselben. Er besitzt an der vorderen Circumferenz seines unteren Bogens einen schaufelartigen, an seiner ventralen Fläche von Knorpel überzogenen Fortsatz (Proc. odontoides *aut.* Fig. 45 *Po*), der mit der Basalplatte des Schädels articulirt. Seine Entwicklungsgeschichte beweist, dass er sich aus der Basalplatte des Schädels allmählich herausschnürt, um späterhin synostotisch mit dem Wirbel zu verschmelzen. Rechts und links vom Proc. odontoides liegen zwei, mit den Occipitalhöckern des Schädels articulirende Gelenkfacetten (*Sg*), die als umgewandelte Proc. transversi aufzufassen sind. Processus articulares sind nur am hinteren Umfang dieses Wirbels entwickelt.

Was die Zahl der den einzelnen Regionen der Columna vertebralis angehörigen Wirbel betrifft, so beläuft sie sich bei den heutigen Anuren constant auf acht präsacrale und einen sacralen Wirbel, welch letzterer entweder noch wohl differenzirt oder mit der Masse des dahinterliegenden Steissbeins untrennbar zusammengeflossen ist. Die Frösche des Diluviums und der Tertiärzeit besassen im Ganzen elf wohl differenzirte Wirbel, wovon zwei auf das Steissbein kamen. Viel schwankender sind die Zahlenverhältnisse der Urodelenwirbel, wovon ich hier einige übersichtlich zusammenstellen will. Ich bemerke aber dazu, dass sogar bei Individuen einer und derselben Art Schwankungen vorzukommen pflegen.

	Halswirbel	Stammwirbel	Sacralwirbel	Caudalwirbel	Summe aller Wirbel
Salamandrina perspic. . . .	1	13	1	32—42	47—57
Triton cristatus	1	15	1	36	53
Triton helveticus	1	12	1	23—25	37—39
Spelerpes fuscus	1	14	1	23	39

Eine viel grössere Wirbelzahl findet sich bei Perennibranchiaten, Derotremen und Gymnophionen. So besitzt z. B. Siren lacertina etwa 100, Proteus 60 Wirbel u. s. w.

Aus Obigem ist zu entnehmen, dass die recenten Urodelen durch eine tiefe Kluft von den recenten Anuren geschieden sind und dass von einer Ableitung der letzteren von den ersteren keine Rede sein kann. Die Stammform der heutigen Amphibien ist in einer weit zurück-

liegenden Erdperiode zu suchen; es kann sich aber dabei nicht um die Stegocephalen handeln, da diese in ihrer Entwicklung schon wieder eine Seitenbahn eingeschlagen haben.

Reptilien.

Im Gegensatz zu den zahlreichen fossilen Formen zeigen nur wenige der heutigen Reptilien, nämlich Hatteria und die Ascalaboten, zeitlebens den primitiven, biconcaven Wirbelcharakter mit intervertebral ausgedehnter Chorda dorsalis. Dazu kommt noch, dass der bei den paläozoischen Schuppenlurchen erwähnte Zerfall des Wirbels in mehrere Theilstücke auch bei den Rhynchocephalen noch durch Suturen angedeutet ist. Man kann nämlich hier zwei obere Bogenhälften, das eigentliche Wirbelcentrum (Pleurocentrum) und das Intercentrum, unterscheiden.

Bei allen übrigen bleibt die Chorda intravertebral länger ausgedehnt, geht aber nach vollendetem Wachsthum spurlos zu Grunde und wird durch Knochengewebe ersetzt. Darin, d. h. in der durchweg stärkeren, solideren Verknöcherung, liegt überhaupt der charakteristische Unterschied zwischen dem Gesammtskelet der Ichthyopsiden einer- und demjenigen der Amnioten andererseits. In der Regel kommt es zu einer, nach dem procölen Typus gebildeten Gelenkverbindung zwischen den einzelnen Wirbelkörpern; eine Ausnahme machen nur die oben genannten Sauriergeschlechter mit intervertebralem Chordawachsthum, sowie die Crocodilier, bei welchen intervertebrale Bandscheiben existiren. Bei Cheloniern kommen die allergrössten Schwankungen im Wirbelcharakter vor (siehe später).

Was den Zerfall in einzelne Regionen, sowie das Auftreten von Fortsätzen anbelangt, so gilt dafür die für die Amphibien-Wirbelsäule aufgestellte Eintheilung; doch besteht bei den Reptilien die Halswirbelsäule nicht wie dort nur aus einem, sondern immer aus mehreren Wirbeln; auch sind stets mindestens zwei Sacralwirbel[1]) mit kräftigen Querfortsätzen vorhanden. Ein gewöhnlich aus drei Stücken (bei Crocodiliern finden sich vier) bestehender Atlas (über den sog. Proatlas[2]) vergl. Fig. 46) und ein mit einem Zahnfortsatz versehener Epistropheus, welch letzterer den Amphibien gegenüber als eine neue Erwerbung erscheint, sind überall gut entwickelt. Der Kopf erhält eine freiere Beweglichkeit: die Wirbelsäule differenzirt sich schärfer in die einzelnen Regionen.

In Folge des mangelnden Schultergürtels kann man an der Wirbelsäule der Schlangen und Amphisbänen, wie dies auch für die Schleichenlurche gilt (s. oben), nur einen Rumpf- und einen Caudaltheil unterscheiden.

Sehr variable, ja sogar individuell schwankende Verhältnisse zeigt die Wirbelsäule der Schildkröten; es können hier in einem und demselben Individuum procöle, amphicöle, opisthocöle, ja selbst bi-

---

[1]) Bei Crocodiliern finden sich nicht selten drei Sacralwirbel, wodurch dann die Zahl der präsacralen Wirbel eine Beschränkung erfährt. Bei den Mammalia besteht hierfür eine Parallele.

[2]) Ein Proatlas findet sich auch bei Hatteria.

convexe Wirbel mit knorpeligen, von der Chorda durchsetzten Intervertebralscheiben in bunter Reihenfolge miteinander abwechseln. Zuweilen kommt es im Schwanz- und Halstheil nicht einmal zur Herausbildung eigentlicher Gelenke, und die Wirbelsäule bleibt so gewissermaassen auf embryonaler Stufe stehen (Seeschildkröten).

Eine ganz besondere Beachtung verdient die Wirbelsäule der Chelonier auch deshalb, weil ein grosser, acht Wirbel umfassender Theil von ihr in synostotische Beziehungen zu den Hautknochen des Rückenschildes tritt und so in seinen einzelnen Theilen starr und unbeweglich wird (vergl. das Hautskelet)[1].

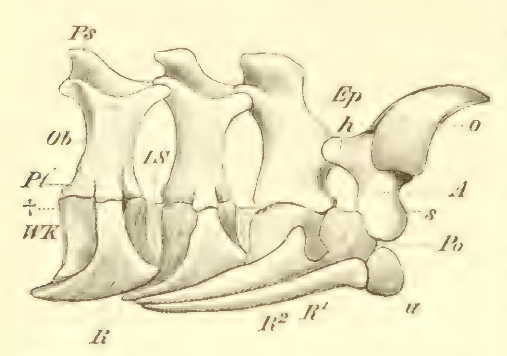


Fig. 46. Vorderer Abschnitt der Wirbelsäule eines jungen Krokodils. *WK* Wirbelkörper, *Ob* obere Bogen, *Ps* Processus spinosi, *IS* Intervertebralscheiben, *Pt* Processus transversi, von der Bogenwurzel entspringend und bei † mit den Rippen (*R*, *R*¹, *R*²) articulirend, *A* Atlas, *u* sein unteres Schlussstück, *s* seine Bogentheile, *o* der sogenannte Proatlas, d. h. letzter Rest eines einst zwischen Atlas und Hinterhaupt existirenden Wirbels, wie er auch noch bei Rhynchocephalen und Chamäleoniden angedeutet ist, *Ep* Epistropheus, bei *h* mit den Seitentheilen des Atlas articulirend, *Po* Processus odontoides.

Die Wirbelkörper und -bogen der Ophidier, Lacertilier und Chelonier sind synostotisch mit einander verbunden, bei Crocodiliern aber bleiben sie durch eine Naht getrennt. Dasselbe wird ausnahmsweise auch bei Cheloniern, z. B. bei Chelone midas, beobachtet[2].

Bei der verschiedenen Wirbelzahl verschiedener Regionen gilt als durchgehendes, für die ganze Wirbelthierreihe anwendbares Gesetz, dass sich die Regionen stets auf Kosten benachbarter vergrössern; so besitzen z. B. die Lacertilier viel weniger Halswirbel und desto mehr Brustwirbel, während bei andern, namentlich bei ausgestorbenen Formen (z. B. bei Plesiosaurus), die Halswirbelsäule wieder an Länge prävalirt und andererseits der Thorax und der zugehörige Wirbelsäulenabschnitt sich verkürzt.

Bei den Reptilien der Vorzeit, die sowohl nach Grösse als nach Reichthum der Arten die heutigen Vertreter der Gruppe häufig weit übertrafen, bestand das Kreuzbein nicht selten aus mehr als zwei, nämlich aus vier bis fünf Wirbeln.

[1]) Der Schwanz der Schildkröten zeigt in frühen Entwicklungsstadien sämmtliche Charaktere eines Saurierschwanzes, nimmt jedoch im Laufe der individuellen Entwicklung an relativer Länge und Dicke ab. Es lässt sich der Nachweis erbringen, dass eine gleiche Längenreduction des Schwanzes schon bei Schildkröten im Miocän stattfand (Mehnert).

[2]) Die knorpeligen Wirbelkörper der Reptilien, und wohl aller Amnioten, entwickeln sich früher als die Wirbelbogen. Die sogenannten „primitiven Wirbelbogen" der Amnioten sind embryonale Anlagen, die mit keinem bestimmten Skeletstück in directe Beziehung gebracht werden können. Es sind segmentale Bildungen, welche eine Vielheit nicht näher bestimmbarer, zum septalen Skelete gehöriger Anlagen enthalten, und es ist daher besser, dieselben als Vertebralstreifen zu bezeichnen (V. v. Ebner).

Von den monströsen Verhältnissen dieser alten Reptiliengeschlechter kann man sich durch folgende Thatsachen eine Vorstellung machen:

Der zu den Dinosauriern gehörige Atlantosaurus immanis Nord-Amerikas erreichte eine Länge von circa 40 Meter und besass einen Oberschenkel, der 2,70 Meter lang und oben 0,63 Meter dick war. Der in denselben Schichten vorkommende Apatosaurus laticollis besass Halswirbel, die eine Breite von über 1 Meter erreichten.

Sehr merkwürdig geformt waren die Wirbel des einst die warmen Jurameere bewohnenden Ichthyosaurus und Eosaurus. Wirbelkörper und -bogen waren nämlich abgeplattete, hohe, tief biconcave Scheiben, ähnlich wie bei Fischen; die rudimentären Querfortsätze zeigen sich jederseits durch zwei seitliche Protuberanzen repräsentirt. Die oberen Bogen waren dorsalwärts, ähnlich wie bei Dipnoërn, Ganoiden und gewissen Stegocephalen (s. oben), nicht, oder doch nur durch Knorpel oder Bindegewebe geschlossen. Die ganze Wirbelsäule zerfällt, da ein Sacrum fehlt, nur in zwei Abschnitte, einen präcaudalen und einen caudalen; letzterer war mit unteren Bogen versehen.

Während sich demnach die Wirbel des Ichthyosaurus wesentlich durch negative Charaktere auszeichnen, sind diejenigen des Plesiosaurus, Pliosaurus, Nothosaurus, Simosaurus etc. mit allen, den heute lebenden Reptilien zukommenden, Fortsätzen ausgestattet, doch herrscht auch bei ihnen der biconcave Charakter vor. Körper und Bogen sind wie bei Dinosauriern meist getrennt, Sacralwirbel stets vorhanden. Atlas und Epistropheus waren häufig verwachsen, was auch für Plesiosaurus und Pterodactylus gilt. Die Halswirbel des letzteren waren lang gestreckt und nach Vogelart geformt; der Schwanz war rudimentär. Fig. 48.

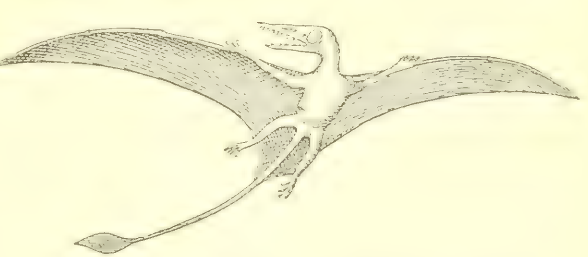


Fig. 47. Ramphorhynchus phyllurus, Marsh. Restaur. von Prof. O. C. Marsh.

Von besonderem Interesse ist der aus Eichstädt im fränk. Jura stammende Rhamphorhynchus phyllurus, Marsh. Dieser besass am Ende seiner langen, aus sehr schlanken und dünnen Gliedmaassen bestehenden Schwanzwirbelsäule eine Art von häutigem Steuerruder (Fig. 47). Ferner war er mit enormen Flügeln ausgerüstet, die, ähnlich wie bei Fledermäusen, aus einer zarten, häutigen Membran bestanden. Die Spuren derselben sind im Gestein auf's Deutlichste erhalten, und mit einer ähnlichen Flughaut ausgerüstet hat man sich auch den Pterodactylus (Fig. 48) vorzustellen.

Die Kenntniss der untergegangenen Reptiliengeschlechter ist deswegen vom allerhöchsten Interesse, weil wir in manchen Gruppen wichtige Anknüpfungspunkte an die Vögel erblicken dürfen.

Dass die Vögel von reptilartigen Vorfahren abstammen, kann keinem Zweifel mehr unterliegen, allein ihre Entwicklungsbahnen durch die geologischen Perioden hindurch im Einzelnen zu verfolgen, ist bis jetzt nicht möglich; dazu reicht das zu Tage geförderte paläontologische Material noch nicht aus.

An der Spitze aller der dahin gehörigen Reste aus einer uralten Zeit steht die früher schon erwähnte, aus dem Solenhofener Jura stammende, Archaeopteryx lithographica. Hier liegt uns ein Thier vor, welches die specifischen Merkmale eines Reptils mit denjenigen eines Vogels vereinigt. Von grösstem Interesse dabei ist die, wie bei einer Eidechse gebaute, aus zahlreichen Stücken bestehende Schwanzwirbelsäule. Was das Thier aber wieder als Vogel erscheinen lässt, das ist ein ächtes Federkleid, und wie die Federn in biserialer Anordnung auch am Schwanze sitzen, lehrt ein Blick auf die Figur 49.

Im Jahre 1888 und 1889 beschrieb O. C. Marsh eine neue, der Kreideformation angehörige Familie der Dinosaurier („Horned Dinosauria") unter dem Namen der Ceratopsidae.



Fig. 48. Pterodactylus, nach Goldfuss. (Das Handskelet ist corrigirt.)

Dazu gehört das Genus Triceratops horridus. Dieses zeichnet sich aus durch ein Paar massive Hornzapfen auf dem Scheitel und durch einen ebensolchen, unpaaren Zapfen auf der Nase (ähnlich wie das Rhinoceros), resp. auf den fest vereinigten Ossa nasalia. Ebenso fest sind die zahnlosen Praemaxillaria miteinander und mit einem weiter nach vorne liegenden dritten Knochen („Os rostrale", Marsh) vereinigt, welcher einem spitzen Os praedentale im Unterkiefer entspricht. Daraus resultirt eine schnabelartige Verlängerung der Schnauze (ähnlich wie bei Cheloniern), welche oben und unten offenbar mit einem vogelartigen, ungeheuren Hornschnabel bedeckt war. Ein mächtig entwickelter Occipitalkamm erstreckte sich, wie die hintere Abtheilung eines Helmes, schützend nach hinten und aussen, über den Nacken herab.

Der Schädel muss, abgesehen vom Hornschnabel, eine Länge von mindestens zwei Metern besessen haben.

Noch grössere Dimensionen besass Triceratops flabellatus. Hier erstreckt sich der Occipitalkamm nach aufwärts und hinten wie ein offener Fächer. Der Rand desselben war mit einer Reihe von Hornspitzen bewaffnet, welche durch besondere Knocheneinlagen gestützt wurden. Der Schädel mass beinahe 2 Meter in der Länge, 1,50 Meter in der Breite, und die Hornzapfen waren fast 1 Meter hoch.

Triceratops galeus besass eine Gesammtlänge von etwa 6,30 Meter.

Vögel.

Nicht nur in phylogenetischer, sondern auch in ontogenetischer Beziehung stimmt die Vogelwirbelsäule mit derjenigen der Reptilien überein. Hier wie dort geht die Chorda dorsalis später gänzlich verloren und überall prägt sich eine starke Verknöcherung aus. Ein biconcaver Wirbelcharakter, wie er noch bei Archaeopteryx und dem aus der Kreide Amerikas stammenden Ichthyornis vorliegt, kommt bei erwachsenen recenten Vögeln nirgends mehr zur Beobachtung, wohl aber finden sich in der Ontogenese noch Andeutungen davon. Erst in späteren Embryonalstadien bahnt sich das umgekehrte Verhalten an, wie ich dies bei den Reptilien auseinandergesetzt habe.

Fig. 49. Archaeopteryx lithographica. Nach OWEN. Britisch. Museum. Linkerseits ist ein Theil der hinteren Extremität isolirt und in grösserem Formate dargestellt. *US* Unterschenkel, *MF* Mittelfuss, *ZZ*¹ Zehen.

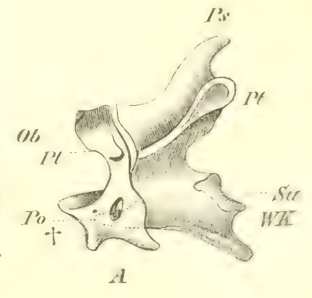


Fig. 50. Atlas und Epistropheus von Picus viridis. *Ob* Oberer Atlasbogen, *A* unterer Atlasbogen, † Articulationsstelle des letzteren mit dem Hinterhaupt, *Po* Processus odontoides, *Wk* Körper des Epistropheus, *Sa* sattelförmige Gelenkfläche an der hinteren Circumferenz desselben, *Pt*, *Pt* Processus transversi, *Ps* Processus spinosus des Epistropheus.

Wie bei letzteren, so unterscheidet man auch hier einen Hals-, Brust-, Lenden-, Kreuzbein- u. Schwanztheil. Wirbelkörper und -bogen sind stets aus einem Guss und nirgends mehr in der Art getrennt, wie es bei gewissen Reptilien der Fall ist. Dies gilt auch namentlich für den Atlas, in welchem sogar häufig das den Zahnfortsatz des Epistropheus fixirende Querband verknöchern kann, so dass jener in einer Art von knöchernem Becher rotirt.

An der oft sehr langen und schlanken Halswirbelsäule, welche einer ausserordentlichen Beweglichkeit fähig ist, stehen die Wirbelkörper durch Sattelgelenke miteinander in Verbindung. Ihre Querfortsätze, wovon die obere Spange am Bogen, die andere vom Körper entspringt, sind durchbohrt, und dementsprechend sind auch die proximalen Rippenenden gabelig getheilt. (Vergl. hiermit die Wirbelsäule der Crocodilier, Fig. 46.)

In der Rumpfgegend sind die Wirbel untereinander zu einer nur wenig beweglichen, ja oft geradezu starren Masse verbunden, und zwischen ihnen liegen faserknorpelige, in ihrem Centrum durchbohrte Bandscheiben.

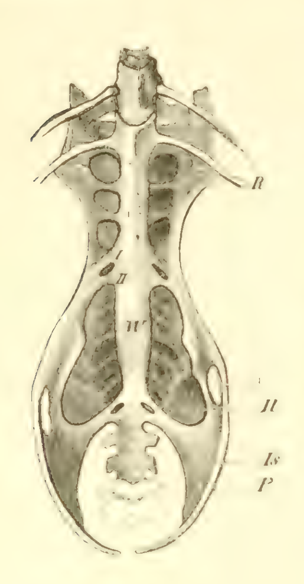


Fig. 51.

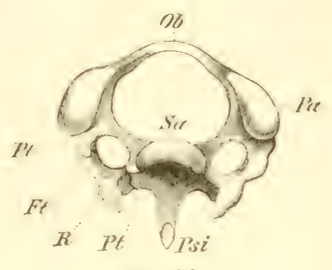


Fig. 52.

Fig. 51. Becken von Strix bubo. Ventralansicht. *W* Gegend der primären Sacralwirbel, zwischen *R* und *II*, sowie nach hinten von *W* liegen die secundären Sacralwirbel. *Il* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubicum, † Lücke zwischen Os ilei und Os pubis. *R* Letztes Rippenpaar.

Fig. 52. Dritter Halswirbel von Picus viridis von vorne. *Sa* Gelenkfläche des Wirbelkörpers, *Ob* obere Bogen, *Pa* Processus articul., *Pt*, *Pt* die beiden Spangen des Processus transversus, welche auf der einen Seite mit der Halsrippe *R* synostotisch zusammengeflossen sind, *Ft* Foramen transversarium, *Psi* dornartiger Fortsatz an der Unterfläche des Wirbels.

Was den Sacraltheil anbelangt, so fanden wir ihn bei den recenten Reptilien durch zwei Wirbel dargestellt, während wir bei fossilen Formen die Zahl bis auf fünf oder sechs steigen sahen.

Im Hinblick darauf ist es interessant, dass auch bei Vogelembryonen anfangs nur zwei Sacralwirbel mit dem Darmbein in Verbindung treten, während in der weitern Entwicklung immer mehr Wirbel, und zwar lumbale, thoracale und caudale ins Sacrum einbezogen werden und miteinander verschmelzen (Gegenbaur). Während man jene beiden ersten als primäre oder ächte Sacralwirbel betrachten kann (Fig. 51 *W*), sind letztere als secundäre Erwerbungen aufzufassen. Die Gesammtzahl der Sacralwirbel kann bis auf 23 steigen.

Die Querfortsätze der beiden ächten Sacralwirbel ossificiren für sich, also nicht vom Wirbelbogen aus. Somit sind sie morphologisch als Rippen zu betrachten, so dass auch hier, so gut wie bei Amphibien und Reptilien, das Becken eigentlich von Rippen getragen wird.

Der Caudaltheil zeigt bei den heutigen Vögeln stets einen mehr oder weniger rudimentären Charakter, ja die letzten Wirbel fliessen zu einer sagittal stehenden und manchmal auch seitlich sich ausbreitenden Platte zusammen. Sie ist aus sechs bis zehn Wirbeln zusammengeflossen zu denken, ist nach hinten zugespitzt und trägt die Steuerfedern; bis auf minimale Spuren der Quer- und Dornfortsätze sind alle Wirbelcharaktere verwischt (Pygostyl). Eine Ausnahme von dieser Regel machen nur gewisse Ratiten, indem bei ihnen die einzelnen Wirbel bis zur Schwanzspitze hinaus abgegliedert bleiben. Dass dieses Verhalten als das ursprüngliche gelten muss, wird, abgesehen von der Entwicklungsgeschichte, auch durch die Archaeopteryx lithographica bewiesen (Fig. 19, 49). Dahin gehört auch die Thatsache, dass der Schwanz mancher Vögel, z. B. des Wellenpapageis, in embryonaler Zeit in viel grösserer Länge angelegt wird, als er später zur Ausbildung gelangt (M. Braun), und ähnlichen Verhältnissen werden wir bei Säugethier-Embryonen wieder begegnen [1]).

Säuger.

Directe Anknüpfungspunkte an Reptilien und Vögel existiren nicht. Die Chorda erhält sich intervertebral länger als intravertebral, scheint aber mit dem Abschluss der Entwicklung gänzlich zu Grunde zu gehen.

An ihrer Stelle liegt dann zeitlebens eine gallertige, pulpöse Masse im Centrum der faserknorpeligen Scheiben, welche sich zwischen den Wirbelkörpern entwickeln. Die gesammte Wirbelsäule ist knorpelig präformirt, und die Bogen entwickeln sich in Continuität mit den Körpern, erhalten aber, wie auch die verschiedenen Fortsätze, besondere, nach vollendetem Wachsthum miteinander verschmelzende Ossificationspunkte. Nirgends kommt es zur Differenzirung von eigentlichen Gelenken zwischen den einzelnen Wirbelkörpern, wohl aber existiren, so gut wie bei Amphibien, gewissen Reptilien und Vögeln wohl ausgebildete, von den Wirbelbogen entspringende Processus articulares. Der grössten Beweglichkeit erfreut sich in der Regel die Halswirbelsäule, wo die Wirbelkörper so stark gehöhlt sein können, dass es zur Ausprägung eines opisthocölen Charakters kommt. Andererseits beobachtet man aber auch gerade wieder an der Pars cervicalis die ausgedehntesten Verwachsungen der Wirbel untereinander (Cetaceen u. a.).

Der Atlas und Epistropheus unterscheiden sich principiell nicht von den gleichnamigen Theilen der Vögel, wohl aber erscheint die Differenzirung der Wirbelsäule in die einzelnen Regionen durch formelle Verschiedenheiten der zugehörigen Wirbel viel schärfer durchgeführt, als bei allen übrigen Wirbelthierklassen.

Bei langhalsigen Ungulaten (Pferd, Kameel etc.) erreichen die Dornfortsätze der vorderen Rumpfwirbel eine sehr starke Entwicklung, und Hand in Hand damit tritt ein kräftiges Nackenband als Träger des schweren Kopfes auf. Letzteres gilt auch für geweihtragende Thiere.

---

[1]) Rechnet man auf das Pygostyl heutiger Vögel circa 6, auf den Beckenantheil 7—8, auf den freien, abgegliedert bleibenden Schwanztheil etwa 5 Wirbel, so resultirt auch hier in embryonaler Zeit noch die stattliche Zahl von 18—19 freien Schwanzwirbeln. Erst der Assimilationsprocess seitens des Beckens, sowie die Bildung der Pygostyls, erzeugt dann jene grosse Kluft zwischen der Schwanzwirbelsäule der Archaeopteryx einer- und derjenigen der heutigen Vögel andrerseits.

Die Querfortsätze entspringen stets nur einwurzelig von der Wurzel des Wirbelbogens, und auf der Ventralseite ihres distalen Endes sind sie zur Anlagerung des Rippenhöckers (Tuberculum costae) von Knorpel überzogen. An der Halswirbelsäule sind sie ähnlich wie bei Vögeln mit rudimentären Rippen zusammengeflossen, und dazwischen existiren Foramina transversaria. In dem so gebildeten Canal verläuft, wie bei Crocodiliern und Vögeln, die Arteria und Vena vertebralis.

Im Gebiet der Lumbal- und Sacralwirbelsäule, wo die Querfortsätze vom Wirbelkörper entspringen, sind in diesen zugleich Rippenelemente enthalten, weshalb man dafür besser den Namen Seitenfortsätze gebrauchen würde (ROSENBERG).

Es wird uns dies bei Besprechung der Rippen noch einmal beschäftigen, und für jetzt möchte ich nur betonen, dass bei den Säugern so gut wie bei Amphibien, Reptilien und Vögeln, das Becken von Rippen resp. solchen plus Querfortsätzen getragen wird. Wie bei Reptilien und Vögeln, so sind auch bei Säugern zwei primäre Sacralwirbel vorhanden, zu denen dann in der Regel (bei Beutelthieren allein bleibt es bei der Zweizahl) noch einige Lumbalwirbel secundär hinzutreten. Anfangs wie die übrigen Wirbel voneinander getrennt, fliessen sie später synostotisch zusammen, ohne dass jedoch die früheren Trennungsspuren ganz verloren gehen würden. Sie sind sowohl durch die Foramina sacralia, als durch quere, intervertebral gelagerte Knochenleisten angedeutet. Die Fortsatzbildungen sind am Sacraltheil mehr oder weniger verwischt, jedoch unter Vergleichung mit der anstossenden Lendenwirbelsäule immer leicht nachweisbar. Der erste Sacralwirbel erscheint bei Anthropoiden und vor Allem beim Menschen vom Lendentheil wie abgeknickt, ein Verhalten, das beim Embryo und auch noch im ersten Kindesalter nur schwach ausgeprägt ist, später aber durch den aufrechten Gang resp. Muskelzug und Druckverhältnisse sich immer mehr herausbildet. Die Folge davon ist, dass das unterste Ende der Lendenwirbelsäule ins Beckenlumen immer tiefer hereintritt und so das bildet, was man mit Promontorium bezeichnet. Auf der Dorsalseite des Kreuzbeins öffnet sich der Wirbelcanal (Hiatus sacralis).

Die Schwanzwirbelsäule, an welcher sich da und dort, wie z. B. bei Sirenen, Cetaceen, Känguruhs, gewissen langschwänzigen Affen u. a., noch untere Bogen entwickeln, zeigt in ihrer Ausdehnung grosse Extreme. Am meisten reducirt ist sie bei Primaten, wie z. B. beim Menschen, wo sich in maximo 5—6, ja bei Affen mitunter eine noch geringere Zahl, das **Os coccygis** darstellende, Wirbel entwickeln. Der ganze Complex stellt einen kurzen, stummelartigen Anhang dar, der, was speciell die menschlichen Verhältnisse anbelangt, beim Mann häufiger als beim Weib mit dem Sacralende synostotisch verschmelzen kann. Die einzelnen Wirbel sind, namentlich gegen das hintere Ende zu, äusserst rudimentär, und stellen hier, aller Fortsätze entbehrend, nur noch Wirbelkörper dar.

Nach STEINBACH besitzt der menschliche Embryo männlichen Geschlechts vom Ende des zweiten Fötalmonates an stets fünf Caudalwirbel, wobei Andeutungen beginnender Verschmelzung der beiden letzten Wirbel vorhanden sein können. Einmal traf STEINBACH bei einem vier Wochen alten Knaben

sechs Caudalwirbel (30—35 Wirbel)[1]). Lebouq sah dieselbe Zahl bei einem 25 mm langen Embryo. Bei weiblichen Embryonen kommt selbst schon zu Ende des dritten Monates eine Vierzahl von Caudalwirbeln vor, wie überhaupt das Ende der weiblichen Schwanzwirbelsäule in noch höherem Grade als das der männlichen (auch in den späteren Monaten) ziemlichen Schwankungen in der Zahl und in der Ausbildung der letzten Glieder unterworfen ist. Im Gegensatz dazu erscheint aber die gesammte Wirbelsäule beim Weibe in den Grenzen ihrer einzelnen Abschnitte viel gefestigter als beim Manne, bei welch letzterem die einzelnen Abschnitte der Wirbelsäule noch mehr Uebergangsformen zeigen. Die vollständige Entwicklung der Caudalwirbel ist mit der Geburt noch keineswegs abgeschlossen, denn da der Verknöcherungsprocess fast noch gar nicht begonnen hat, so sind sie den allermannigfachsten Einflüssen ausgesetzt, welche sich in einer weiteren Verschmelzung, Reduction und Abweichung von der Sagittalen (Seitwärtskrümmung der Endglieder etc.) äussern können.

Wie F. Keibel, dessen Ausführungen das Folgende entnommen ist, gezeigt hat, sollte man sich, was die Bestimmung des Schwanzbegriffes in der menschlichen Anatomie anbelangt, in allen Fällen an die Definition der vergleichenden Anatomie halten und also das Schwanz nennen, was caudal von der Befestigungsstelle des Beckengürtels liegt. Allein da die Beziehungen der Extremitäten zum Axenskelet secundärer Natur sind, so lässt uns in den wichtigen frühen Stadien die vergleichend-anatomische Definition im Stich. Aus dieser Verlegenheit kann man sich nur dadurch ziehen, dass man die Regionen des Rumpfes nach Segmenten abgrenzt, und dabei ist es nicht zu umgehen, den einzelnen Regionen des Rumpfes von Anfang an die Zahl von Segmenten zuzurechnen, welche sie beim ausgebildeten Geschöpf aufzuweisen haben. Beim Menschen also, um den es sich hier handelt, rechnen wir die ersten sieben Segmente des Rumpfes der Cervicalregion, die zwölf folgenden der Dorsalregion, je fünf der Lumbal- und Sacralregion und den Rest der Caudalregion zu. Dabei — und dies gilt für die Vertebraten im Allgemeinen — ist aber allerdings wohl auf die während der Ontogenie vorkommenden Verschiebungen des Beckengürtels zu achten, und in diesen Fällen erscheint die von dem ausgewachsenen Thier hergenommene Bestimmung nicht ohne Weiteres anwendbar. Man wird also jener Verschiebung bei der Beurtheilung der Gesammtresultate die gebührende Berücksichtigung schenken, immer aber wird man von der Zählung der gesammten Segmente des Rumpfes ausgehen müssen.

Die craniale Grenze des Gesammtschwanzes kann durch eine Ebene bestimmt werden, welche durch die Mitten der beiden letzten Sacralsegmente — beim Menschen also durch die Mitte des dreissigsten Segmentes — und den hinteren Rand der Aftermembran resp. des Afters festgelegt ist (Fig. 53).

Menschlichen Embryonen von 4 mm bis 6 mm kommt, wie His, Fol und Keibel übereinstimmend melden, ein richtiger, äusserlich deutlich sichtbarer Schwanz mit Segmenten, Medullarrohr, Chorda und Schwanzdarm zu, dem gegenüber der dem Menschen dauernd eigenthümliche, innere Schwanz wesentlich rückgebildet ist. Um jene Zeit finden sich nur 2—3 Segmente darin, in einem späteren Entwicklungsstadium existiren

[1]) Das andere Extrem wird durch 3 Caudalwirbel dargestellt. Beim erwachsenen Mann beträgt die reguläre Zahl der Caudalwirbel 5, während beim Weibe 4—5 vorhanden sein können.

6 Caudalsegmente, wobei der terminale Mesodermrest nur als ein Segment gerechnet ist. Der Schwanz umfasst also in diesem Stadium eine Zahl von Segmenten, wie sie nur in sehr seltenen Fällen [drei Fälle sind

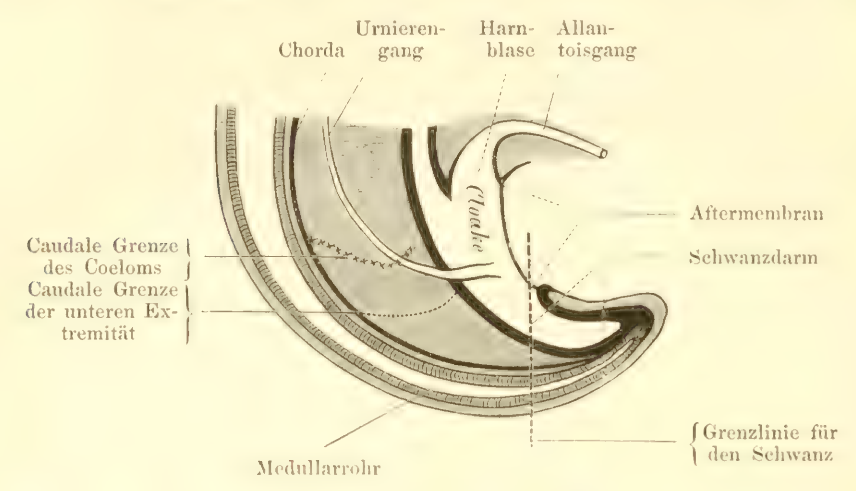


Fig. 53. Profilconstruction nach einem Plattenmodell eines menschlichen Embryos (4 mm grösste Länge), nach F. Keibel.

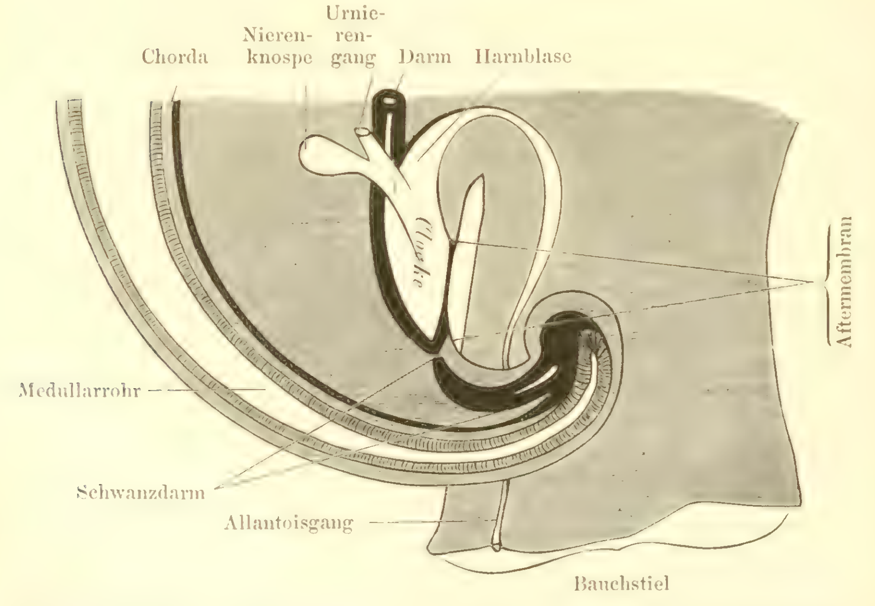


Fig. 54. Profilconstruction eines menschlichen Embryos von 8 mm Steissnackenlänge, nach F. Keibel.

bisher bekannt geworden (s. oben)] längere Zeit oder dauernd beibehalten werden. Der Schwanzdarm erscheint um diese Zeit von der Cloake abgeschnürt, setzt sich aber fast durchweg als ein Hohlgebilde weiterhin durch die ganze Länge des embryonalen Schwanzes noch fort. Er hat

jetzt wahrscheinlich seine Maximallänge erreicht (Fig. 54). Auch in einem späteren Entwicklungsstadium, in welchem 36 Somiten vorhanden sind, ist der Schwanzdarm noch nachweisbar; er besitzt aber kein Lumen mehr. Auf das Schwanzgebiet entfallen in dieser Periode vier Spinalganglien mit drei dazu gehörigen Nerven. Später bildet sich der Schwanzdarm ganz zurück.

So sprechen also — Alles zusammengefasst — folgende rein anatomische Beweisgründe dafür, dass die Vorfahren des Menschen mit einem Schwanze ausgestattet waren: a) das Steissbein des ausgewachsenen Menschen mit seinen drei bis sechs Caudalwirbeln; b) die zwei caudalen Spinalnerven; c) die Schwanzmuskulatur, durch deren Existenz überdies direct bewiesen wird, dass der Schwanz ein functionirender, ein äusserer Schwanz war; d) der Steisshaarwirbel (Ecker) mit Fovea und Glabella coccygea; e) die Variabilität im Schwanzgebiet überhaupt.

2. Rippen (Costae).

Die Rippen stellen zwar Anhangsgebilde der Wirbelsäule dar, sind aber im Allgemeinen nicht als Sprossen oder Auswüchse derselben aufzufassen, sondern entwickeln sich selbständig in der skeletogenen Schicht, d. h. in dem Gewebe der Somiten. Ihre Verbindung mit der Wirbelsäule erfolgt erst secundär (C. Hasse, E. Fick). In engstem Connex zu den Myocommata stehend, sind sie wie diese metamer angeordnet und durchlaufen ontogenetisch und phylogenetisch ein häutiges, knorpeliges und knöchernes Stadium. Der Ossificationsprocess ist stets ein selbständiger, was allein genügt, um sie genetisch von der Wirbelsäule zu trennen. Ihre ursprüngliche Form ist einköpfig, und die Verbindung mit der Wirbelsäule erfolgte zuerst an jenen Ossifications-Centren, die ich früher schon als „Intercentra“ bezeichnet habe. Alle späteren Modificationen in der Form und Verbindung der Rippen sind von jenem primitiven Verhalten abzuleiten. Die Ausbildung, Beweglichkeit und Zahl der Rippen ist in den verschiedenen Thierkreisen eine sehr verschiedene; so stellen sie entweder nur kurze, zapfenartige, fast ganz horizontal gerichtete Anhänge der Wirbelsäule dar, oder sie wachsen länger aus und umschliessen, erst bauchwärts zum Abschluss gelangend, die ganze Leibeshöhle.

Die Rippen können sich über die ganze Länge der Wirbelsäule hin erstrecken, und wir haben dieses Verhalten, wie früher schon erwähnt, den höheren und höchsten Typen gegenüber, wo eine mehr oder weniger starke Reduction derselben eintritt, als das primitivere zu bezeichnen.

Bei der Beurtheilung ihres morphologischen Werthes hat man nicht einfach nur vom Skelet auszugehen, sondern man muss vor Allem das Lagerungsverhältniss der Rippenbildungen zu den Weichtheilen berücksichtigen. Thut man dies, so kommt man zu dem Ergebniss, dass zwischen den betreffenden Skeletgebilden der Vertebraten keine durchgängige Homologie besteht, dass also z. B. die Rippen der Ganoiden, Teleostier und Dipnoër unter einen anderen Gesichtspunkt fallen, als diejenigen der Selachier, Amphibien und Amnioten. Diese z. Th. schon von Götte angebahnte Lehre wurde,

wie ich dies des Näheren ausführen werde, von HATSCHEK und RABL noch weiter vertieft. Gleichwohl ist in dieser schwierigen Frage noch kein vollkommen befriedigender Abschluss erzielt, und ich muss deshalb diejenigen, welche sich für den Widerstreit der Meinungen interessiren, auch noch auf die Arbeiten von G. BAUR und L. DOLLO verweisen.

Ganoiden, Teleostier und Dipnoër.

Die Rippen entspringen fast ausnahmslos im Bereich der ventralen Hälfte des Wirbelkörpers, mag es sich hierbei um einen directen Ursprung von letzerem, oder um einen solchen von sogenannten Basalstümpfen (s. unten) handeln. Dies ist der eine Hauptpunkt, der die Rippen der Fische und Dipnoër von denjenigen höherer Wirbelthiere, bei welchen der Rippenursprung von der dorsalen Hälfte des Wirbelkörpers erfolgt, unterscheidet; der zweite aber liegt daran, dass die Fischrippen stets ganz unterhalb der Seitenrumpfmuskeln verlaufen, d. h. sich an der Stelle finden, wo die Myocommata an der Somatopleura endigen[1]).

In der Schwanzgegend gehen die Rippen der Ganoiden, Teleostier und Dipnoër in die unteren Bogen über, deren Lagebeziehungen zur Somatopleura ganz das gleiche ist, wie ich es oben für die eigentlichen Rippen präcisirt habe. Während nun aber die Rippen, bezw. die aus ihnen hervorgehenden unteren Bogen bei Dipnoërn direct vom Wirbelkörper, bezw. von der skeletogenen Chordascheide abgehen, entspringen sie bei Ganoiden — und ähnlich verhalten sich auch die Selachier — von sogenannten Basalstümpfen, d. h. von jenen Prominenzen des Wirbelkörpers, welche den früher schon erwähnten Intercentra entsprechen. Jene Basalstümpfe fehlen auch in der Schwanzregion nicht, neigen sich hier aber etwas gegeneinander und tragen die als gesonderte Stücke erscheinenden, zu unteren Bogen transformirten Rippen (Fig. 55, A). Auch bei den Knochenfischen werden die Rippen von sogenannten Basalstümpfen getragen, allein letztere zeigen hier ein anderes Verhalten als bei Lepidosteus und Amia; die Rippen werden nämlich bei Teleostiern gegen die Schwanzregion hin allmählich kleiner und fehlen endlich ganz; dagegen sind es die Basalstümpfe, welche sich gegeneinander neigen und durch Hinzukommen des unteren Dornfortsatzes die unteren Bogen liefern. Oft sind die letzten Rippen neben den ersten unteren Dornfortsätzen gelagert. Hier liegen also die Homologien zwischen den Ganoiden und Teleostiern noch nicht klar. Fest steht aber die allgemeine Homologie der Teleostier-Rippe mit derjenigen der Ganoiden und Dipnoër, da diese ebenso wie jene ihrer Lage und Entwicklung nach dem System der unteren Bogen angehören.

[1]) Bei Amphioxus, den Cyclostomen, Chimären und manchen Rochen (Rajidae) figurirt an ihrer Stelle ein von der skeletogenen Schicht auswachsender fibröser Faserzug, welcher, basalwärts von der Chorda entstehend, sich in die Leibeswand hineinerstreckt. In diesen Fällen kann man also noch nicht von eigentlichen Rippen reden, und auch bei den Squaliden, von welchen später noch die Rede sein wird, stellen die Rippen in der Regel nur kurze Spangen dar. Ich will nur noch hinzufügen, dass es auch unter den Knochenfischen (Lophobranchier z. B.) sowie unter den Ganoiden (Spatularia) rippenlose und auch solche Formen giebt, bei welchen die Rippen einen rudimentären Charakter besitzen.

In wie weit und ob überhaupt die in den Myocommata der Teleostier auftretenden Fleischgräten den Rippen der höheren Thiere verglichen werden dürfen, ist vorläufig nicht zu entscheiden. Wohl aber ist zu bemerken, dass bei Polypterus stark entwickelte Bildungen

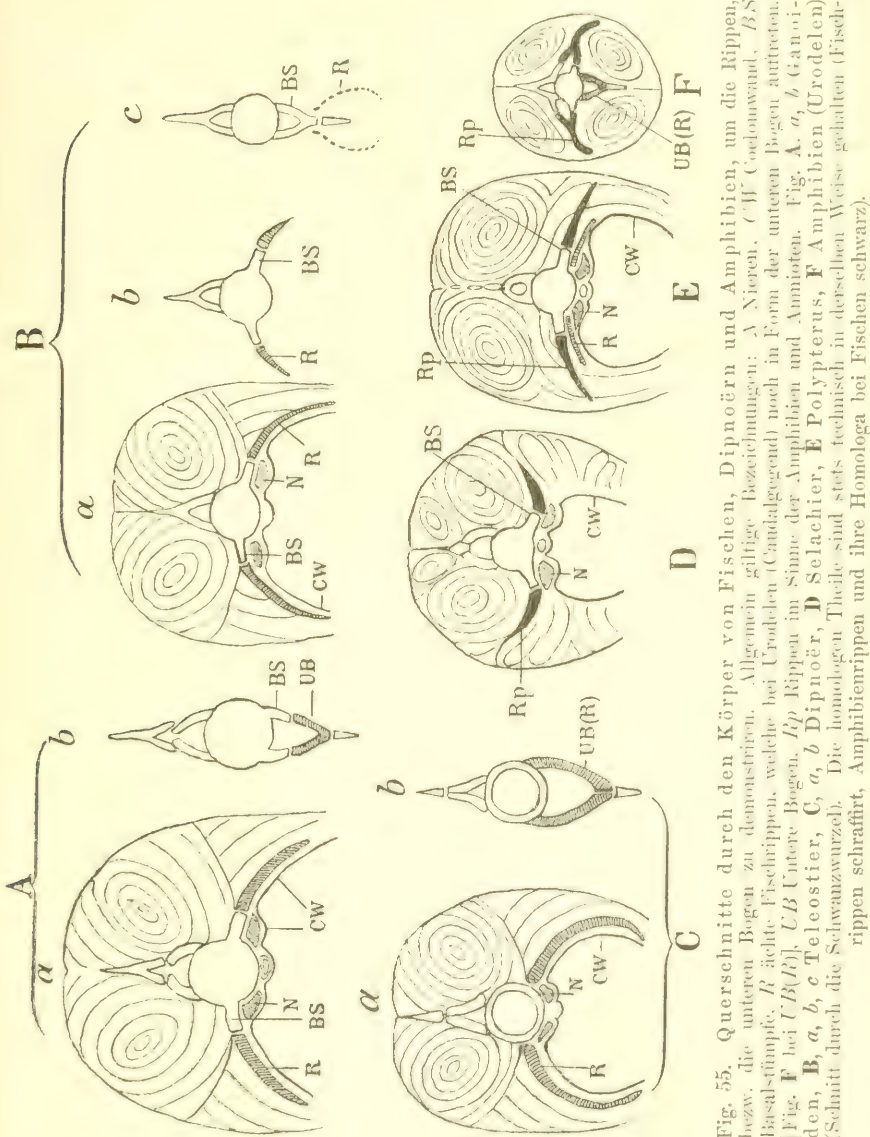


Fig. 55. Querschnitte durch den Körper von Fischen, Dipnoërn und Amphibien, um die Rippen, bezw. die unteren Bogen zu demonstriren. Allgemein giltige Bezeichnungen: *N* Nieren, *CW* Coelomwand, *BS* Basalstümpfe, *R* ächte Fischrippen, welche bei Urodelen (Caudalgegend) noch in Form der unteren Bogen auftreten. [Fig. **F** bei *UB*(*R*)], *UB* Untere Bogen, *Rp* Rippen im Sinne der Amphibien und Amnioten. Fig. **A**. *a*, *b* Ganoiden, **B**, *a*, *b*, *c* Teleostier, **C**, *a*, *b* Dipnoër, **D** Selachier, **E** Polypterus, **F** Amphibien (Urodelen) (Schnitt durch die Schwanzwurzel). Die homologen Theile sind stets technisch in derselben Weise gehalten (Fischrippen schraffirt, Amphibienrippen und ihre Homologa bei Fischen schwarz).

vorliegen, welche ihrer ganzen Lage nach (zwischen dorsaler und ventraler Hälfte der Seitenrumpfmuskeln) ebenso an die Fleischgräten der Teleostier wie an die Rippen höherer Vertebraten erinnern. Ich meine jene Knochenspangen, welche ich früher (Lehrb. der vergl. Anatomie)

als die eigentlichen, caudalwärts an Grösse immer mehr abnehmenden Polypterus-Rippen deuten zu dürfen geglaubt habe. Nach den Ausführungen HATSCHEK's und RABL's kann es aber keinem Zweifel mehr unterliegen, dass die ventralwärts von jenen Spangen liegenden zarteren, gegen das hintere Rumpfende zu an Grösse beharrlich zunehmenden Knochengebilde als die eigentlichen Fischrippen zu deuten, dass sie also ihren ganzen Lageverhältnissen nach, sowie bezüglich ihrer in der Schwanzgegend erfolgenden Umwandlung in untere Bogen mit den Rippen der Teleostier, Ganoiden und Dipnoër zu homologisiren sind, während die dorsalen Spangen den Selachier-, Amphibien- und Amniotenrippen entsprechen[1]). Die gleiche Auffassung hatten auch schon STANNIUS und GEGENBAUR vertreten.

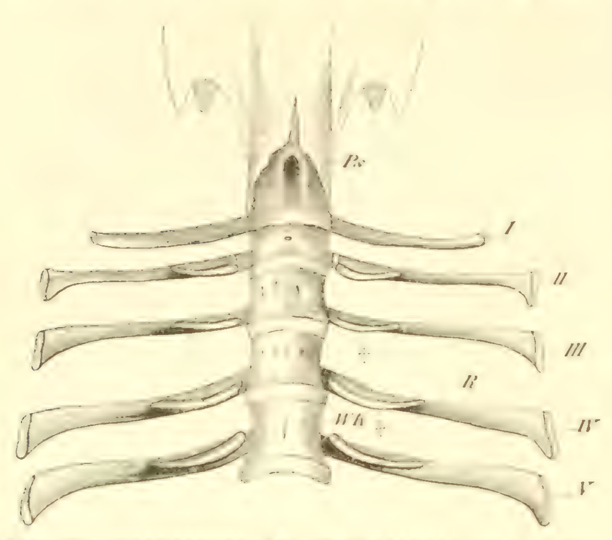


Fig. 56. Vorderende der Wirbelsäule von Polypterus, ventrale Ansicht. *Ps* Parasphenoid. *WK* Wirbelkörper. *I*—*V* erste bis fünfte dorsale Rippenspange (im Sinne der Amphibienrippen zu deuten), †† ventrale, an der Unterfläche der Basalstümpfe liegende ächte Fischrippen.

Wenn nun auch bei zahlreichen Teleostiern die Rippen, zu langen Spangen auswachsend, die Körperhöhle fassreifenartig umgreifen, so schliessen dieselben doch nie in der ventralen Mittellinie zusammen. Dasselbe Verhalten gilt für alle Fische.

Von den bei gewissen Teleostiern bestehenden Beziehungen der vordersten Rippen zum Gehörorgan wird später die Rede sein.

Selachier.

Die Rippen der Selachier entstehen an den Durchschnittslinien der transversalen Muskelsepten und des subperitonealen Bindegewebes, stehen aber mit dem unteren (ventralen) Bogen in keinem genetischen Zusammenhang, wenn sie auch frühzeitig schon durch Bandmassen damit verbunden sind. Von Anfang an stellen sie, wie überall, so auch hier, selbständige Bildungen dar, finden aber allerdings schon frühzeitig einen mehr oder weniger innigen Anschluss an die zunächst gelegenen Theile der Wirbelsäule. Es handelt sich dabei also weder um „Differenzirungen des unteren Bogensystems" (GEGENBAUR), noch um „abgegliederte Seitenfortsätze" (GÖTTE) der unteren Bogen.

[1]) Es wären also bei Polypterus Fischrippen und Amphibienrippen (partielle) nebeneinander vorhanden.

Amphibien.

Die Entwicklung der Amphibien-Rippen stimmt mit derjenigen der Selachier vollständig überein, sie weicht aber darin davon ab, dass die Rippen hier mit den ventralen, bei den Amphibien mit den dorsalen Bogen in Verbindung treten. Dies hat, wie RABL gezeigt hat, lediglich seinen Grund in der im Lauf der Phylogenese erfolgenden Verschiebung des horizontalen Muskelseptums. Bei den niedersten Gnathostomen (Selachier, Ganoiden) liegt das Septum noch weit ventral, d. h. noch im Niveau der ventralen Fläche der Wirbelsäule; bei Teleostiern rückt es weiter dorsalwärts und tritt an die Wirbelsäule in halber Höhe heran; bei Amphibien und Amnioten endlich rückt es noch höher, so dass es endlich mit den dorsalen Abschnitten der Wirbelsäule bezw. mit den Wurzeln der dorsalen Bogen in Berührung kommt. Mit anderen Worten: die Grenze zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur erfährt eine Verschiebung von unten nach oben, und im Zusammenhang damit erlangt die ventrale Muskulatur mehr und mehr das Uebergewicht über die dorsale, was zweifellos in dem Uebergang vom Wasser- zum Landleben sowie in der weiteren Ausbildung der Extremitäten, die ihre Muskulatur der ventralen Rumpfmuskulatur entnehmen, seinen Grund hat. — Bei Amphibien und Amnioten liegen also die Rippen — und dies gilt für die Rumpf-[1]) wie für die Schwanzgegend — zwischen der dorsalen und ventralen Schicht des grossen Seitenrumpfmuskels, allwo sie, wie bei den Selachiern, an den Durchschnittslinien des transversalen und des horizontalen Muskelseptums entstehen. Nie erreichen die Amphibienrippen eine grosse Ausdehnung, und für die Annahme, dass es sich bei den recenten **Urodelen** um eine Rückbildung handle, liegt kein Grund vor: Ontogenese und Phylogenese sprechen dagegen; denn wenn die Rippen auch bei fossilen Amphibien, wie z. B. bei Archegosaurus und Melanerpeton, länger auswachsen und sich zugleich etwas nach unten einbiegen, so bleiben sie doch bei weitaus der grössten Zahl der Stegocephalen, trotz ihres ausserordentlich vielgestaltigen Charakters, in der Regel kurz. Wenn sie sich aber auch, wie dies für Hylonomus und Petrobates gilt, zu sehr langen, schlanken, faden- oder bandartigen Gebilden entwickeln, so würde dies doch für die recenten Urodelen deshalb nicht maassgebend sein, da letztere sicherlich nicht als directe Nachkommen der Stegocephalen, sondern als ein Seitenzweig der Ur-Molche zu betrachten sind.

Das proximale Ende der Urodelen-Rippen ist in zwei Spangen gegabelt, wie dies aus Fig. 55 *F.* zu ersehen ist. Die eine Spange articuliert mit einem in der Reihe der Amphibien neu auftretenden Fortsatz (Processus transversus) des Wirbelbogens, die andere mit einem solchen des Wirbelkörpers[2]).

---

[1]) In der Schwanzgegend tritt dies deutlicher hervor, da in der Rumpfgegend die ventralen Muskelmassen im Verhältniss zu denjenigen der Fische bereits stark reducirt erscheinen.

[2]) Wie sich der Processus transversus, d. h. jene vom Arcus vertebrae ausgehende Spange, in der Reihe der Amphibien allmählich anbahnt, sieht man sehr deutlich bei Gymnophionen, wo derselbe kaum erst spurweise entwickelt ist. Etwas Aehnliches trifft man bei sehr niedrig stehenden Salamandrinen, z. B. bei Spelerpes fuscus. Nur die vier ersten Rippen und Querfortsatzpaare sind hier gegabelt, während vom sechsten Wirbel an nur einfache, vom Wirbelkörper entspringende Fortsätze und

Was das Articulationsverhältniss der Rippen mit der Wirbelsäule bei fossilen Amphibien (Stegocephalen) anbelangt, so ist das proximale Ende meist nur einfach verbreitert, in andern Fällen (wie z. B. bei Hylonomus) in ein Capitulum und ein Tuberculum gegabelt. Im ersteren Fall wird die Rippe entweder von kräftigen Querfortsätzen oder aber ohne Hilfe solcher direct vom Wirbel getragen. Im zweiten Fall articulirt das Capitulum mit dem Intercentrum, das Tuberculum mit dem eigentlichen Wirbelcentrum, dem sog. Pleurocentrum (vergl. die Wirbelsäule). Stets findet sich, wie bei den meisten recenten Amphibien, nur ein Sacralrippenpaar (Credner).

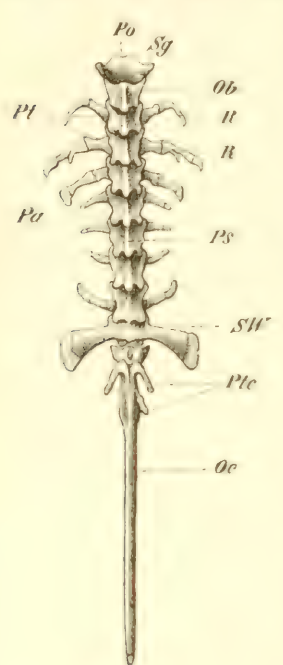


Fig. 57. Wirbelsäule von Discoglossus pictus. *Pa* Processus articulares, *Ps* Processus spinosi, *Pt* Processus transversi der Rumpfwirbelsäule. *Ptc* Processus transversi der Caudalwirbelsäule, (Os coccygis, *Oc*). *SW* Sacralwirbel, *Ob* oberer Bogen des ersten Wirbels, *Sg* seine seitlichen Gelenkflächen, *Po* sein vorderer Fortsatz, *R* Rippen.

In vielen Fällen sind die Urodelenrippen auf den Rumpf beschränkt, nicht selten aber finden sie sich auch noch in geringer Zahl im Bereich der Schwanzwurzel, d. h. also in jener Gegend, wo es sich bereits um die allmähliche Entwicklung von unteren Bogen handelt[1]. Letztere aber entsprechen den Rippen der Ganoiden, Teleostier und Dipnoër, so dass also bei Urodelen, ähnlich wie bei Polypterus, zwei Arten morphologisch verschiedener Rippen nebeneinander existiren.

Abgesehen vom ersten Wirbel, sind in der Regel alle übrigen Rumpfwirbel der Urodelen mit Rippen versehen, und nur in sehr seltenen Fällen (Spelerpes) existiren einige rippenlose (Lenden-) Wirbel (Wiedersheim).

Viel kürzer als die Rippen der Urodelen sind diejenigen der **Anuren** (Fig. 57, *R*). Hier handelt es sich unzweifelhaft um Rückbildungen. In der Regel fliesen die terminal den Querfortsätzen aufsitzenden Rippen nach vollendetem Wachsthum mit jenen zu einer Masse zusammen; zuweilen aber bleiben sie im Bereich der vorderen Rumpfgegend davon abgegliedert (Fig. 57).

Von einer Bifurcation ihres proximalen Endes ist bei Anuren keine Rede, und auch von unteren Bogen ist nichts nachzuweisen.

Bevor ich mich zu den Reptilien wende, will ich noch darauf aufmerksam machen, dass, wie ich in meinem Buch über das Extremitätenskelet unter Beifügung einer Abbildung ausführlich erörtert habe, Menobranchus vier Bauchrippen zukommen, welche in der Höhe des

dem entsprechend gestaltete Rippen existiren (Wiedersheim). Wie mein Schüler Iversen gezeigt hat, kommt es an der zweiten Rippe von Salamandra atra distalwärts zu einer starken Verbreiterung, welche ganz an das betreffende Verhalten der Sacralrippe erinnert. Jenes verbreitete Ende ist durch einen Bandapparat mit der Suprascapula verknüpft.

[1] Bei Cryptobranchus japonicus (juv) fand ich drei freie Caudalrippen; bei Stegocephalen existirten 5—8 Paare.

Schultergürtels in die ventralen Myocommata eingelassen, und welche als Verknorpelungen von solchen zu betrachten sind. Sie bilden übrigens bei dem genannten Ichthyoden keine constante Erscheinung und wechseln, wie es scheint, auch in der Zahl. Nach GÖTTE soll etwas Aehnliches auch bei Menopoma vorkommen, doch muss es sich auch hier, wenn die Beobachtung richtig ist, um inconstante Verhältnisse handeln. Ich selbst habe bei Menopoma nichts Derartiges gesehen, will aber bei dieser Gelegenheit nicht versäumen, auf das stark ausgebildete Bauchrippensystem zahlreicher fossiler Amphibien und Reptilien aufmerksam zu machen. Dahin gehören gewisse Stegocephalen, ferner folgende Reptilien: Homoeosaurus, Sapheosaurus, die Pterosaurier, die Enaliosaurier (Ichthyosaurus, Plesiosaurus, Nothosaurus), der Proterosaurus, Petrobates und Kadaliosaurus priscus. Auch die Archaeopteryx besass 12—13 Bauchrippen-Paare. Auf die interessanten Verhältnisse von Kadaliosaurus hat unlängst CREDNER aufmerksam gemacht, doch kann hier nicht näher darauf eingegangen werden. Von recenten Reptilien seien hier noch die Crocodile sowie Hatteria erwähnt; bei beiden finden sich im Bereich der Bauchwand verknöcherte Inscriptiones tendineae.

Reptilien.

Die Rippen der Amnioten sind, wie schon erwähnt, auf diejenigen der Amphibien zurückzuführen, wachsen aber ventralwärts weiter aus, und umspannen als solide Skeletgebilde reifenartig die Leibeshöhle. Der dorsale (proximale) Abschnitt der Rippe kann von dem seitlichen und ventralen abgegliedert sein, und gerade die Homologie jenes proximalen Stückes mit der Urodelenrippe liegt klar zu Tage, wenn auch die ventralen Theile des Seitenrumpfmuskels bei den meisten Amnioten (Schlangen machen eine Ausnahme) noch mehr zurücktreten als bei Urodelen. Immerhin sind aber auch hievon, zumal in der Hals- und Lendengegend, und namentlich in der Schwanzregion, nicht unbedeutende Reste erhalten (HATSCHEK). In der Regel fliesst eine gewisse Anzahl von Rippen bauchwärts zu einem sogenannten **Brustbein (Sternum)** zusammen. Die hieran direct betheiligten Rippen werden als „wahre“ den übrigen als „falschen“ gegenübergestellt.

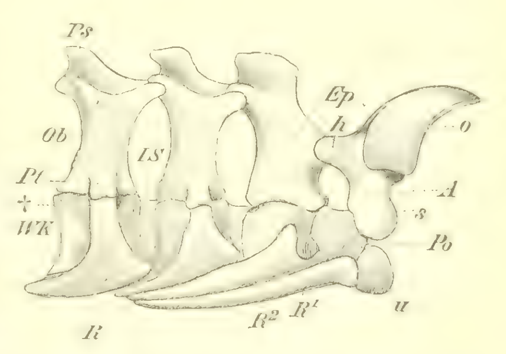


Fig. 58. Vorderer Abschnitt der Wirbelsäule eines jungen Crocodils. *WK* Wirbelkörper, *Ob* obere Bogen, *Ps* Processus spinosi, *IS* Intervertebralscheiben, *Pt* Processus transversi, von der Bogenwurzel entspringend und bei † mit den Rippen (*R*, *R*¹, *R*²) articulirend, *A* Atlas, *u* sein unteres Schlussstück, *s* seine Bogentheile, *o* der sogenannte Proatlas, d. h. letzter Rest eines einst zwischen Atlas und Hinterhaupt existirenden Wirbels, wie er auch noch bei Rhynchocephalen und Chamäleoniden angedeutet ist, *Ep* Epistropheus, bei *h* mit den Seitentheilen des Atlas articulirend, *Po* Processus odontoides.

Die geringste Differenzirung zeigen die Rippen der Schlangen, indem sie sich hier, ohne ein Brustbein zu bilden, in ziemlich gleich-

mässiger Form und Grösse vom dritten Halswirbel an den ganzen Rumpf entlang bis zum After erstrecken. Bei Lacertiliern, wo man ein dorsales, knöchernes, ungegabeltes, und ein ventrales, knorpeliges Stück unterscheiden kann, erreichen sie zu dreien oder vieren das Brustbein.

Bei den Cheloniern verwachsen die Halsrippen mit den Wirbeln mehr oder weniger vollständig, im Rumpftheil dagegen kommt es zu einer Verlöthung der Rippen mit den sogenannten Costalplatten des Rückenschildes. Ihr proximales, ungegabeltes Ende entspringt zwischen je zwei Wirbeln am Zusammenstoss des Corpus und Arcus vertebrae.

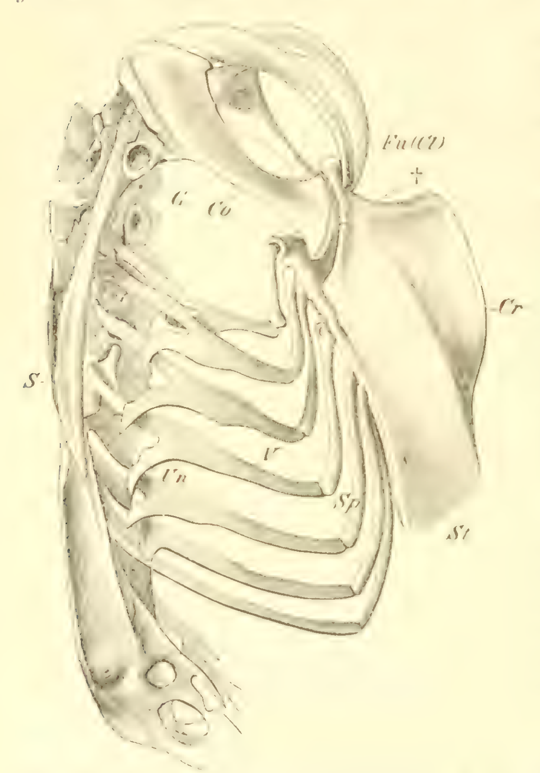


Fig. 59. Rumpfskelet eines Falken. *S* Scapula, *G* Gelenkfläche derselben für den Humerus, *Co* Coracoid, welches mit dem Sternum (*St*) bei † gelenkig verbunden ist, *Fu* (*Cl*) Furcula (Clavicula), *Cr* Crista sterni, *V* vertebraler —, *Sp* sternaler Abschnitt der Rippen, *Un* Processus uncinati.

Die proximalen Enden der Crocodilierrippen sind in der Halsgegend den doppelten Querfortsätzen entsprechend gegabelt, wodurch ein Canal gebildet wird. Weiter nach hinten zu nehmen die Rippen an Länge zu und gliedern sich in zwei bis drei gelenkig verbundene Abschnitte. Dabei löst sich allmählich die Rippe vom Wirbelkörper los, und der immer stärker auswachsende Querfortsatz wird nun zum alleinigen Rippenträger.

Beim Crocodil erreichen neun Rippen das Sternum, beim Alligator acht. Am siebzehnten Wirbel hängt die letzte abgegliederte Rippe, vom achtzehnten an tragen die Processus transversi nur kurze, knorpelige Apophysen.

Bezüglich der sogenannten Bauchrippen der fossilen und recenten Reptilien wurde im letzten Capitel Amphibien das Nöthige mitgetheilt.

Vögel.

Eine viel ausgesprochenere, offenbar mit dem Athmungsgeschäft in Verbindung stehende Gliederung in einen vertebralen und sternalen Abschnitt zeigen die Vogelrippen, an welchen sich ausserdem noch sogen. Hackenfortsätze (Processus uncinati) entwickeln.[1]

[1]) Die Fortsätze fehlen nur wenigen Vogelgattungen (Palamedeae) und treten nicht selten auch an den cervicalen Rippen auf.

Diese greifen dachziegelartig auf die nächsthinteren Rippen über und bringen dadurch ein sehr festes Gefüge zu Stande. Die Festigkeit steigert sich noch durch die oben schon erwähnte (oft synostotische) Vereinigung der Dorsalwirbel, sowie durch die später zu besprechenden Brustbein- und Schultergürtel-Verhältnisse. In den Processus uncinati, wie auch in manchen anderen Punkten, liegen verwandtschaftliche Beziehungen zu den Reptilien, wie z. B. zu Hatteria und den Crocodiliern. Die das Sternum erreichende Zahl der Rippen schwankt zwischen zwei (Dinornis elephantopus) und neun (Cygnus).

Dass es in der Halsgegend zwischen Rippen und Querfortsätzen bei Vertretern aller Amnioten zu knöchernen Verbindungen kommen kann, wurde schon oben erwähnt, und ich will hier nur noch einmal auf die Synostosen zwischen den Rippen der Schildkröten und den Platten ihres Hautskeletes aufmerksam machen.

Säugethiere.

Bei Säugethieren verwachsen die Halsrippen vollständig mit den Wirbeln unter Bildung eines Foramen transversarium; die letzte kann frei und gelenkig mit dem zugehörigen Wirbel verbunden sein. Die Zahl der mit knorpeligen oder seltener mit knöchernen Endstücken das Sternum erreichenden Rippen ist eine sehr schwankende. Das Sternum kann von den Rippen direct (Costae verae) oder indirect (Costae spuriae) unter Bildung eines sog. Rippenbogens erreicht werden. Kommt es nicht mehr zu letzterer Bildung, und stecken die betreffenden Rippen einfach in den fleischigen Bauchdecken, so spricht man von Costae fluctuantes. Bei Cetaceen sind die letzten Rippen ohne jegliche Verbindung mit der Wirbelsäule.

Die Costae verae und spuriae besitzen stets ein Capitulum, ein Collum, ein Tuberculum und ein Corpus (vergl. Fig. 60).

Fig. 60. Rippenring des Menschen. *WK* Wirbelkörper, *Pt*, *Ps* Processus transversus und spinosus vertebrae, *Cp* Corpus-, *Ca* Capitulum-, *Co* Collum-, *T* Tuberculum costae, *Kn* Rippenknorpel, *St* Sternum.

Das Capitulum articulirt in der Gegend der Intervertebralscheiben mit je zwei Wirbelkörpern, oder kommt es auch nur zur Verbindung mit einem Wirbelkörper. Die Tubercula articuliren mit der überknorpelten Ventralfläche der Querfortsätze, die ihnen gewissermassen als Strebepfeiler dienen. Bei den fluctuirenden Rippen sind alle diese Verhältnisse mehr oder weniger verwischt; dabei sind sie viel kürzer und besitzen einen durchaus rudimentären Charakter.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass sich auch im Bereich der Lenden- und Kreuzbeinwirbel der Säugethiere Rippen anlegen, die aber später mit der vorderen Circumferenz der Seitenfortsätze verwachsen (Rosenberg). Dies ist speciell für den Menschen nachgewiesen, und dass derselbe, bezw. der Vormensch, einst noch ausgebildete Lendenrippen besessen haben muss, beweist das nicht seltene Vorkommen einer

dreizehnten Rippe. Andererseits können wir aus dem rudimentären Charakter und den individuell schwankenden Grössenverhältnissen der elften und zwölften Rippe entnehmen, dass auch diese Rippen einem allmählichen Schwund entgegengehen. Damit stimmt auch die durch die Entwicklungsgeschichte erhärtete Thatsache, dass sich früher mehr als sieben Rippenpaare beim Menschen mit dem Sternum verbunden haben, und ähnliche Gesichtspunkte ergeben sich u. A. auch für die Halbaffen (Ruge)[1]). Bei Chiropteren ist die Zahl der wahren Rippen noch geringer, sie beläuft sich auf sechs. Auch bei Hylobates syndactylus werden zuweilen (wenigstens auf einer Seite) nur sechs sternale Rippen angetroffen, und in Folge ihrer gleichzeitigen Verkürzung muss hier auch der Rippenwinkel, d. h. die Abgangsstelle des Knorpels vom Knochen der Rippe, ein immer spitzerer werden.

Es findet also eine successive Verkürzung der Brustwirbelsäule zu Gunsten einer stets sich verlängernden Lendenwirbelsäule statt, so dass wir für die ganze Wirbelthierreihe den Satz aufstellen können: Die Verringerung der Rippenzahl steht in correlativem Verhältniss zu einer höheren Entwicklungsstufe des Wirbelthierkörpers im Allgemeinen.

Man kann bei den Säugethieren zwei Typen von Thoraxformen, einen primitiven und einen secundären, unterscheiden. Der erstere findet sich viel verbreiteter als der letztere und erstreckt sich auf weitaus die grösste Zahl der Säugethiere; er betrifft auch noch die niedrigstehenden Affen. Bei jenem primitiven Typus handelt es sich um eine langgestreckte Thoraxform, bei welcher der dorso-ventrale Durchmesser den transversellen weit überwiegt, sodass der Brustkorb kielartig erscheint. Der zweite Typus findet sich bei den Anthropoiden und beim Menschen. Der Umstand, dass bei den bisher untersuchten Halbaffen die kielförmige Thoraxform nicht besteht, beweist nicht, dass sie früher denselben nicht besessen haben sollten. Ja, es giebt sogar deutliche Spuren, welche auf jenes Vorstadium zurückweisen. Immerhin aber ist die platte Thoraxform, welche die Halbaffen über niedrig stehende Primaten erhebt und sie mit höheren wetteifern lässt, sehr bemerkenswerth (G. Ruge).

Beim Menschen hat der dorso-ventrale Durchmesser im Vergleich zum transversellen bedeutend an Grösse abgenommen; der breite Thorax erhält dadurch eine Fassform, welche oft sogar einen von vorn nach hinten platt gedrückten Körper darstellt. Dieser secundäre Thoraxtypus hat den primären ontogenetisch und phylogenetisch zum Vorgänger.

Dass diese verschiedenen Ausgestaltungen unter gleichzeitigem Zugrundegehen von sternalen Rippen, d. h. unter Verkürzung der vorderen Brustwand, von weittragenden Folgen für die gesammte Anatomie dieses Rumpftheiles, wie z. B. für die Lage der Eingeweide (Lungen, Herz) und der Vertheilung der Pleurahöhlen sein werden, ist selbstverständlich.

[1]) Die Anzahl von acht sternalen Rippen findet sich sowohl bei niederen Affen (das Maximum sind hier 10 sternale Rippen), als auch bei höheren Formen und selbst hie und da beim Menschen erhalten. — Sicher ist, dass sich in der ganzen Vertebraten-Reihe ursprünglich so viele Rippen mit dem Sternum verbunden haben müssen, als jetzt noch Rippen mit ihren Enden in Verbindung getroffen werden. Mit der Reduction von sternalen Rippen geht eine solche des ganzen Sternums im Verhältniss zur hinteren Thoraxwand Hand in Hand (Ruge).

So wird sich bei Anbahnung des secundären Thoraxtypus allmählich die Pleuragrenze an der vorderen und hinteren Brustwand nach oben zurückziehen, und gleichzeitig wird das Herz, welches bei der primären Thoraxform fast regelmässig weit vom Sternum entfernt liegt, nähere locale Beziehung zur Vorderwand des Thorax erlangen. Dadurch aber werden die Pleuralblätter, die sich vorher hinter dem Sternum mit ihrem ganzen vorderen Umschlagsrand an einander legen konnten, aus einander gedrängt. So erklären sich z. B. die Befunde beim Menschen, wo sich die Pleuralblätter oft schon in der Höhe der 4. Rippe von einander trennen (G. Ruge).

3. Sternum.

Bei **Fischen** nirgends vorhanden, tritt uns das Sternum (Brustbein) zum erstenmal bei **Amphibien** entgegen, und zwar in der Form eines kleinen, in der Medianlinie der Brust gelegenen, mannigfach gestalteten Knorpelplättchens.

Was die Ontogenese und Phylogenese des Amphibiensternums betrifft, so habe ich meine Erfahrungen hierüber in meinem Buch über das Gliedmassenskelet der Wirbelthiere (s. d. Literaturverzeichniss) niedergelegt. Wer also tiefer in diesen interessanten Stoff einzudringen wünscht, wird dort das Nöthige finden; hier muss ich mich natürlich auf die Wiedergabe der hauptsächlichsten Resultate beschränken.

Was zunächst die fossilen Formen, und zwar speciell die Stegocephalen, anbelangt, so scheint bei ihnen das Sternum ausnahmslos knorpelig geblieben zu sein; in Folge dessen fehlen uns hierüber genauere Kenntnisse. Bei den recenten Urodelen und Anuren handelt es sich um eine an der Bauchseite auftretende Knorpelplatte, die sich ursprünglich paarig anlegt, später zusammenwächst und genetisch auf ein verknorpelndes Myocomma im Bereich des medialen Bandes vom M. rectus abdominis, d. h. auf eine Bauchrippe zurückzuführen ist. Ebendenselben Ursprung nimmt auch jenes Skeletstück, welches in der ventralen Mittellinie bei Anuren (Raniden) von jenem Punkt aus oralwärts sich erstreckt, wo die beiden medialen Enden der Claviculae zusammenstossen. (Fig. 61, D, Os, Os[1].) Ich meine das von W. K. Parker so genannte **Omosternum**. Jene Costae abdominales cartilagineae müssen, wie ich schon oben an dem Beispiel des Menobranchus gezeigt habe, bei den Vorfahren der heutigen Urodelen in grösserer Zahl vorhanden gewesen sein. Nie also handelt es sich beim Zustandekommen des Sternums und Omosternums der Amphibien, die ich beide als homologe Bildungen betrachte, um ein Differenzirungsproduct des Schultergürtels selbst[1]), sondern stets, wie schon erwähnt, um eine Zuhilfenahme von Skelettheilen, die ursprünglich der Rumpfwand selbst zugehören, die also erst secundär mit dem Apparat der Gliedmassen in Verbindung treten.

Mit jenem sternalen Knorpelplättchen treten nun die medialen Coracoidränder derart in Verbindung, dass sie jederseits in einen Falz desselben aufgenommen und durch Bindegewebe locker darin befestigt

[1]) Bei einigen Selachiern scheint, im Gegensatz zu den Amphibien, etwas Derartiges vorzukommen (Haswell, Howes).

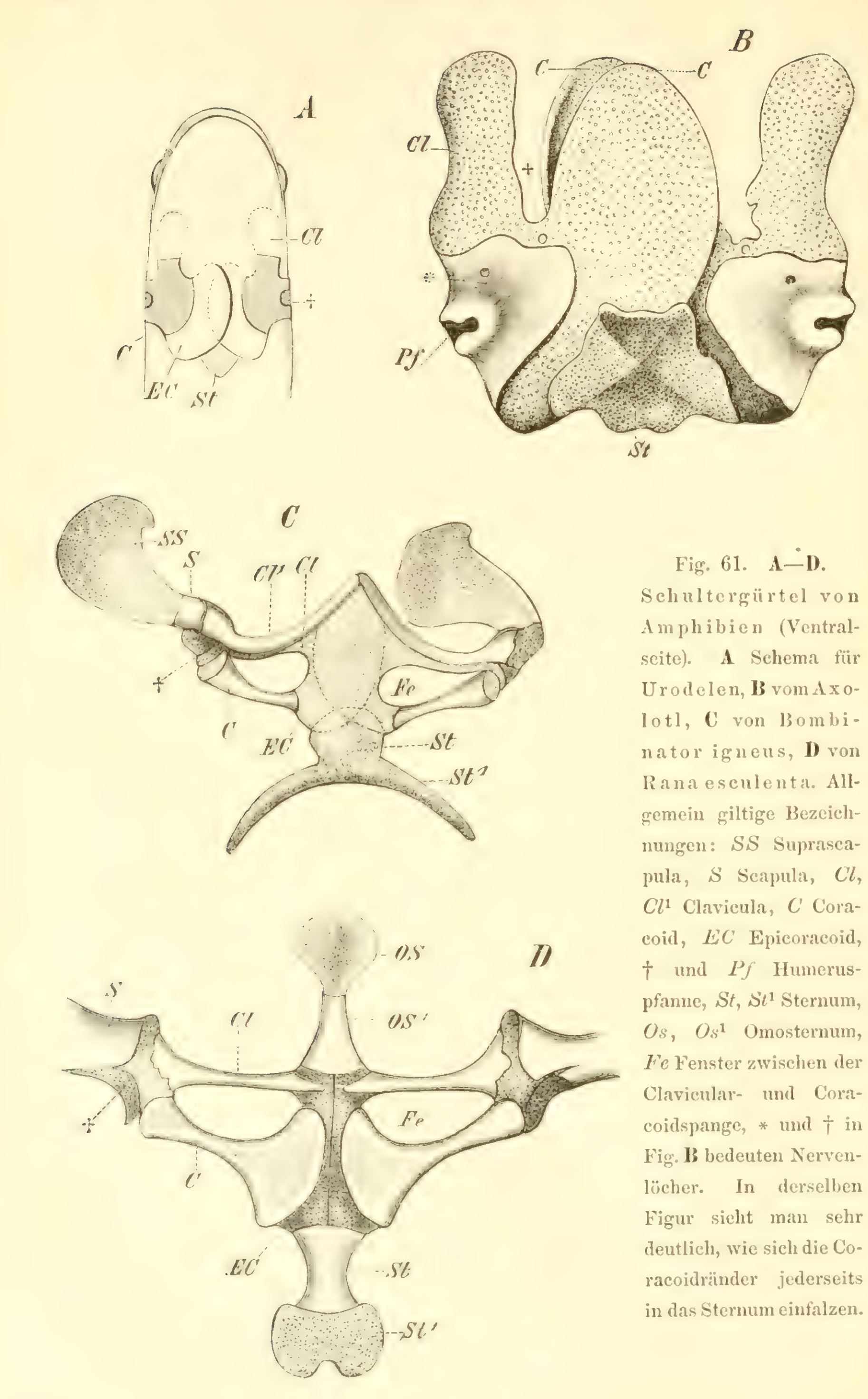


Fig. 61. **A—D.** Schultergürtel von Amphibien (Ventralseite). **A** Schema für Urodelen, **B** vom Axolotl, **C** von Bombinator igneus, **D** von Rana esculenta. Allgemein giltige Bezeichnungen: *SS* Suprascapula, *S* Scapula, *Cl*, *Cl*¹ Clavicula, *C* Coracoid, *EC* Epicoracoid, † und *Pf* Humeruspfanne, *St*, *St*¹ Sternum, *Os*, *Os*¹ Omosternum, *Fe* Fenster zwischen der Clavicular- und Coracoidspange, * und † in Fig. **B** bedeuten Nervenlöcher. In derselben Figur sieht man sehr deutlich, wie sich die Coracoidränder jederseits in das Sternum einfalzen.

werden. Dies gilt für die meisten Urodelen[1]) und für gewisse Anuren, wie z. B. für die Unke, die Geburtshelferkröte, Pipa und Discoglossus. Bei Rana dagegen, wo es zu einer viel festeren Verbindung der beiden Schultergürtelhälften in der ventralen Mittellinie kommt, erscheint es mit seiner weitaus grössten Masse nach rückwärts von den zusammenstossenden Coracoidplatten, und nur zum kleinsten Theil (nur durch Schnittserien zu eruiren) zwischen diesen beiden gelagert. Von einer Falzbildung mit eingelassenen Coracoidrändern ist also hier keine Rede, da es sich um kein Uebereinanderschieben derselben handelt. (Fig. 61 A—D). Aus den eben genannten Figuren sind auch die formellen Verhältnisse, auf die ich hier nicht weiter eingehen will, deutlich zu erkennen.

Was nun das Sternum der **Amnioten** anbelangt, so entsteht es in der Art, dass jederseits von der ventralen Mittellinie eine Anzahl von Rippen zu einem Knorpelstreifen („Sternalleiste") zusammenfliessen. Indem sich beide Streifen medianwärts bis zur vollständigen Vereinigung entgegenwachsen, bildet sich schliesslich eine unpaare, knorpelige Sternalplatte, von der sich die betreffenden Rippen, unter Bildung von Gelenken, secundär abgliedern. Weiterhin kommt es dann zur Abscheidung von Kalksalzen (Reptilien) oder zur Bildung von wirklicher Knochensubstanz (Vögel, Säuger).

Bei Dinosauriern (Brontosaurus excelsus) besteht das Sternum im Alter aus zwei, in der Mittellinie ursprünglich wahrscheinlich durch Knorpel vereinigten flachen Knochenplatten, die wiederum durch Knorpel mit dem Unterende der Coracoide verbunden waren. Diese Form des Sternum erinnert sehr an diejenige von Straussenembryonen. Bei jüngeren Dinosauriern scheint das Sternum lange knorpelig geblieben zu sein (Marsh).

Dieselben Lagebeziehungen, wie wir sie oben für das Sternum und den Schultergürtel der Amphibien constatiren konnten, existiren nun auch bei Reptilien und Vögeln, ja sogar noch bei den niedersten Säugethieren (Monotremen). Ueberall treten hier (Fig. 59, 62, 67) die Coracoide mit dem oberen oder dem seitlichen Rande der Brustbeinplatte in directe Verbindung.

Eine mächtige, auf das Fluggeschäft berechnete Entfaltung gewinnt das (häufig gefensterte) Sternum bei den Vögeln, wo es eine breite, und bei der weitaus grössten Zahl mit einem scharfen Kamm (Crista sterni) — Ursprungsleiste für die Flugmuskulatur[2]) — versehene, den ventralen Rumpftheil bedeutend festigende Platte darstellt („Aves carinatae"). Im Gegensatz dazu stehen die durch ein breites, schwach oder stark gewölbtes, schildartiges Sternum charakterisirten Laufvögel, die Ratiten. Es giebt jedoch auch Carinaten mit rudimentärer Crista sterni, (Cnemiornis, Notornis, Ocydromus u. a.) Andrerseits kommt auch bei Ratiten (z. B. bei Apteryx) zuweilen eine (inconstante) „Carina" vor.

---

[1]) Bei den Ichthyoden und Derotremen fehlt das Sternum entweder gänzlich (Proteus, Amphiuma) oder es ist viel einfacher entwickelt als bei den übrigen, geschwänzten Amphibien. Bei Tritonen und Rana legt es sich gleich von vorneherein unpaar an (abgekürzte Entwicklung).

[2]) Ein solcher Kamm existirt auch am Brustbein der Pterosaurier und Fledermäuse (functionelle Anpassung).

Die Verknöcherung des Vogelbrustbeines geht so vor sich, dass zuerst ein Paar von Knochenkernen im costalen Theile der Sternalplatte sich entwickelt. Bei Carinaten mit gut ausgebildeter Crista kommt ein dritter Kern hinzu, der in der Crista seinen Ausgangspunkt nimmt und schliesslich mit den beiden seitlichen Kernen verschmilzt. Später bilden sich in der Knorpelplatte noch weitere (secundäre) Knochenkerne in wechselnder Zahl, Lage und Bedeutung.

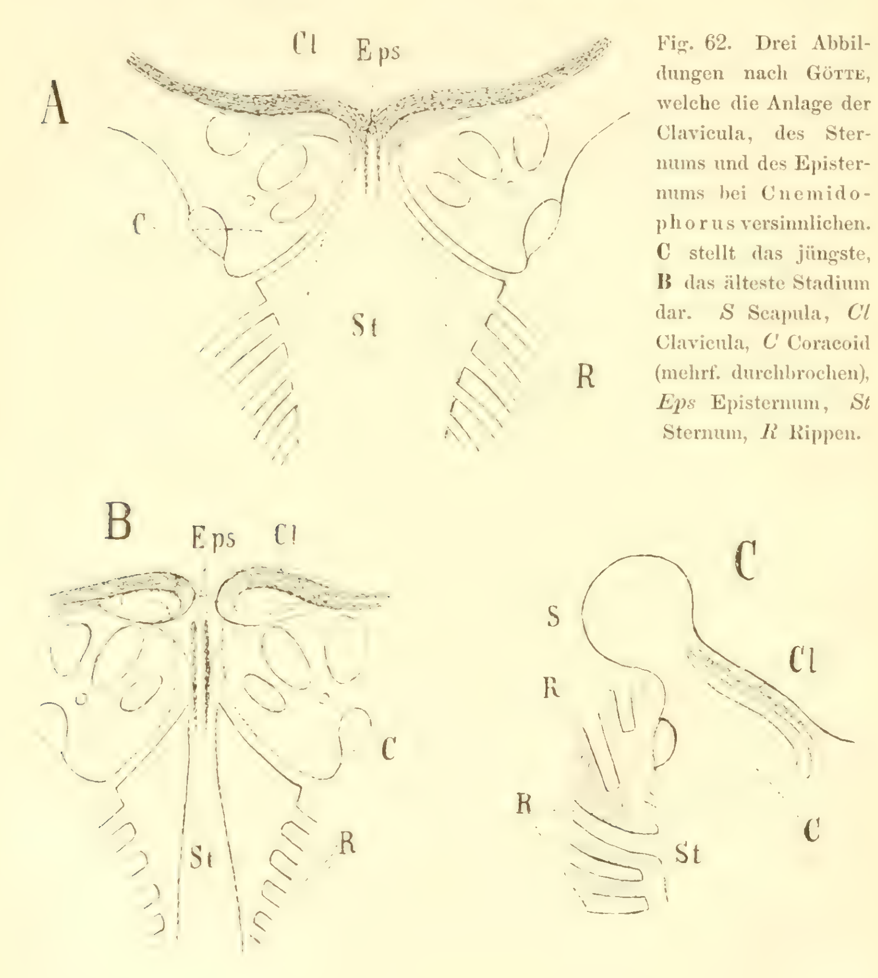


Fig. 62. Drei Abbildungen nach Götte, welche die Anlage der Clavicula, des Sternums und des Episternums bei Cnemidophorus versinnlichen. C stellt das jüngste, B das älteste Stadium dar. *S* Scapula, *Cl* Clavicula, *C* Coracoid (mehrf. durchbrochen), *Eps* Episternum, *St* Sternum, *R* Rippen.

Augenscheinlich existirt bei einigen Vögeln eine grössere Neigung zur Ausscheidung vorderer und Assimilation hinterer Rippen, bei anderen dagegen wird auch das Umgekehrte beobachtet, die Verschiebung nach hinten ist jedoch offenbar die vorwiegende (Fürbringer).

Eine Verbindung der Rippen mit dem Sternum findet nur im vorderen Bereich desselben statt; dieser Theil wird deswegen auch Costosternum im Gegensatz zum hinteren rippenfreien Xiphosternum genannt. Der letztere Abschnitt ist bei der Mehrzahl der grösste Sternaltheil und erweist sich als ein treffliches systematisches Merkmal. Er zeigt

in der Vertheilung des knöchernen und membranösen Bildungsmateriales die allergrössten Variationen.

Am Aufbau des Säugerbrustbeins betheiligt sich in der Regel eine viel grössere Anzahl von Rippen als bei Reptilien und Vögeln. Anfangs aus einer einheitlichen Knorpelplatte bestehend, gliedert es sich später in einzelne Knochenterritorien, deren Zahl den sich ansetzenden Rippen entsprechen kann. In andern Fällen aber, wie z. B. bei Primaten, fliessen die einzelnen Knochenbezirke zu einer langen Platte (Corpus sterni) zusammen, während sich das proximale Ende zum sogenannten Handgriff, und das distale zum Schwertfortsatz (Manubrium und Processus ensiformis[1]) differenzirt. Letzterer verdankt, wie RUGE nachgewiesen hat, seine Entstehung dem in fötaler Zeit ventralwärts zusammenfliessenden achten Rippenpaar (Fig. 63 C). Aehnliche Verhältnisse sind auch am Vogelsternum beobachtet.

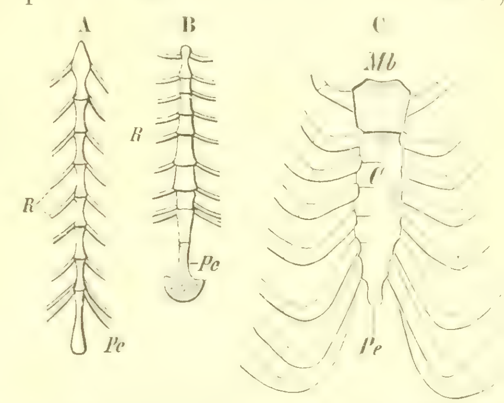


Fig. 63. **A** Brustbein vom Fuchs, **B** vom Walross, **C** vom Menschen. *Mb* Manubrium sterni. *C* Corpus sterni. *Pc* Processus ensiformis sterni. *R*, *R* Rippen.

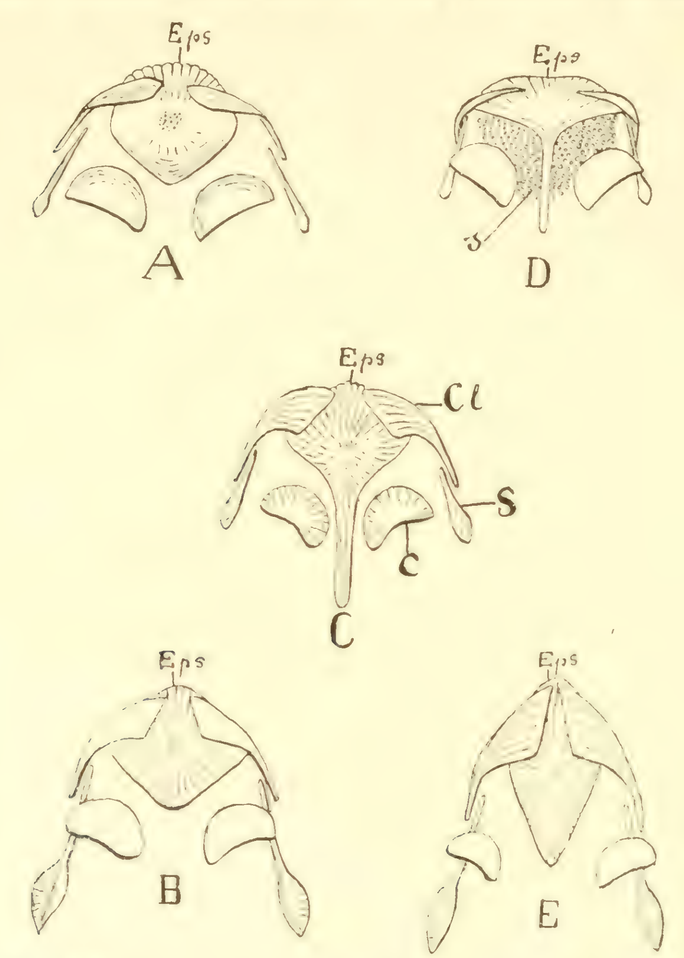
4. Episternum.

Während bei Fischen, Dipnoërn und recenten Urodelen keine Episternalbildungen vorkommen, spielen dieselben bei fossilen Amphibien und Urreptilien, wie z. B. bei den Stegocephalen und bei Palaeohatteria eine grosse Rolle, nähern sich aber sowohl nach ihren Lage- als nach ihren Formverhältnissen sehr bedeutend dem Verhalten, wie wir es am Episternum der recenten Reptilien zu beobachten gewohnt sind. Dies hat nichts Ueberraschendes, da vor Allem jene alte Amphibiengruppe der Stegocephalen auch in anderen Theilen ihres Skeletes (Schädel, Extremitätengürtel, Hautpanzer) viele Aehnlichkeiten mit den Reptilien, in specie mit Palaeohatteria und Hatteria, aufweist. Es waren Mischtypen, die sich in dieser Form auf die recenten Vertebraten nicht vererbt haben.

Das Episternum stellt bei den Stegocephalen nach den Berichten H. CREDNER's eine ausgedehnte, unpaare Knochenplatte dar, welche in dieser ihrer beträchtlichen Entwicklung das auffälligste Element des Schultergürtels aller Schuppenlurche bildet. Bezüglich seiner Formverhältnisse (bald rundlich, bald rautenförmig oder stiel-

[1]) Bei Primaten, wo die relative Verkürzung des Sternums (vergl. das Capitel über die Rippen) gleichen Schritt hält mit der Verkürzung des ganzen Rumpfes, wird der betr. Verlust durch eine allmähliche und gewaltige Breitenzunahme, sowie durch eine Zunahme an Festigkeit und Einheitlichkeit des Sternums wieder ausgeglichen. Am Brustbeine niederer Affen erhalten sich zwischen den einzelnen Knochenkernen noch ansehnliche Knorpelleisten; bei höheren Formen gehen letztere mehr oder weniger verloren.

artig nach hinten ausgezogen) verweise ich auf die Fig. 64. Ebendaselbst erkennt man auch seine Lagebeziehungen zum Schultergürtel, und speciell zu den ebenfalls vielgestaltigen Claviculae, welche sich mit ihren medialen Enden stets über das Episternum hinwegschieben.



Figur 64 A—E. Schultergürtel von Stegocephalen (Ventralseite). Nach H. Credner. A Branchiosaurus $^3/_1$, B Pelosaurus $^2/_1$, C Discosaurus $^2/_1$, D Hylonomus $^2/_1$, E Archegosaurus circa $^1/_4$ der natürl. Grösse. *Eps* Episternum, *Cl* Clavicula, *S* Scapula, *C* Coracoid. — Diese Bezeichnungen lassen sich von der Figur C leicht auf die übrigen übertragen. *s* Kalkpflaster im Sternum oder im Knorpel des Coracoids.

Aehnliche Lagebeziehungen besitzt das Episternum der fossilen Palaeohatteria (Fig. 66) sowie der recenten Saurier und Crocodile (Fig. 65). Ob bei seiner Entwicklung, wie Götte behauptet, wirklich das nach hinten, d. h. caudalwärts auswachsende Blastem der beiden Claviculae in Betracht kommt, erscheint mir nach meinen eigenen über die Entwicklung der Reptilien gewonnenen Erfahrungen noch keineswegs sicher ausgemacht. Dass es sich um eine paarige, in dem embryonalen weichen Verbindungs- oder Zwischengewebe beider

Claviculae erfolgende Anlage[1]) handelt, ist mir unzweifelhaft, und ich verweise behufs genauer Details auf mein schon öfters citirtes Buch über das Gliedmassenskelet der Wirbelthiere. Bezüglich der Formverhältnisse vergleiche man Fig. 65.

Ob man, wie GÖTTE will, den starken fibrösen Kamm, welcher sich bei Raniden in der ventralen Mittellinie des Schultergürtels befindet, als ein Episternum im Sinne der Reptilien deuten darf, möchte ich bezweifeln; ich fasse denselben vielmehr als eine unter der Wirkung der starken Brustmuskeln entstandene Zugsleiste auf, und jedenfalls ist eine Betheiligung der Claviculae, nach dem, was ich gesehen habe, auszuschliessen. — Dass das „Omosternum“ der Anuren nach dem früher schon Mitgetheilten mit einem Episternum im Sinne der fossilen Lurche und der Sauropsiden nichts zu schaffen haben kann, wurde oben schon erörtert.



Fig. 65 A. Schultergürtel und Sternum von Hemidactylus verrucosus. *St* Sternum, *R* Rippen, *Si* Knorpelhörner (Sternalleisten), an welche sich die letzte Rippe anheftet, *SS* Suprascapula, *S* Scapula, *Co* Coracoid, *Co*¹ knorpeliges Epicoracoid, *Ep* Episternum, *a*, *b*, *c* durch Membranen verschlossene Fensterbildungen im Coracoid, *Cl* Clavicula, *G* Gelenkpfanne für den Humerus.

Bei Cheloniern und Ophidiern existirt kein Episternum, und dasselbe gilt für Chamaeleon und Anguis. Bei **Vögeln** sind selbständige discrete Skeletgebilde, die einem Episternalapparat entsprechen könnten, noch nicht nachgewiesen, und offenbar sind sie schon seit sehr

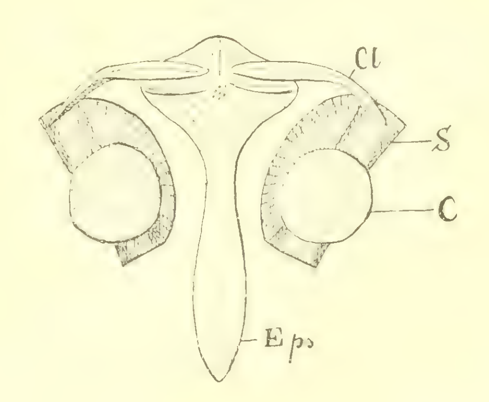


Fig. 66. Schultergürtel von Palaeohatteria, nach CREDNER. Ventralseite. *S* Scapula, *C* Coracoid, *Cl* Clavicula, *Eps* Episternum.

[1]) Die Anlage geschieht bei Lacerta und Crocodil in der Richtung von vorne nach hinten, ohne knorpelige Grundlage, und zwar schon frühe, d. h. bevor beide Sternalhälften mit einander in der Mittellinie verwachsen sind. Später rücken beide Episternalhälften ebenfalls zusammen und kommen auf die Ventralseite des Sternums zu liegen (vergl. Fig. 65).

langer Zeit zurückgebildet, beziehungsweise verschwunden, da sie auch ontogenetisch nicht mehr auftreten. An ihre Stelle ist das unpaare Ligamentum cristo-claviculare getreten, ohne ihnen aber speciell homolog zu sein. Ausserdem kann vielleicht noch in Frage kommen: der von dem Hinterende der Clavicula ausgehende Processus interclavicularis, soweit er mit separatem Knochenkerne verknöchert (Interclavicle, PARKER), und die periostale Bekleidung des ventralen Randes der Crista sterni, die vorne mit dem Lig. cristo-claviculare unmittelbar zusammenhängt (FÜRBRINGER).

Die Urgeschichte des Episternums der Säugethiere, welches sich hier knorpelig anlegt, ist bis dato noch nicht klar. Von einem directen Anschluss an die Reptilien kann jedenfalls nicht die Rede sein. Vielleicht ist von Seiten der Palaeontologie einst noch Aufklärung zu erwarten. Die morphologische Beurtheilung des Episternums der Säugethiere wird dadurch noch mehr erschwert, dass es nicht ventral, sondern kopfwärts vom Sternum gelagert ist (Fig. 67). Es lassen sich bei Schnabel- und bei gewissen Beutelthieren drei Theile, ein mittlerer unpaarer Abschnitt und je ein Seitentheil daran unterscheiden. Die seitlichen Theile stehen mit den Schlüsselbeinen in Verbindung.



Fig. 67. Schultergürtel von Ornithorhynchus paradoxus. *St* Sternum, *Ep* Episternum, *Co* Coracoid, *Co*[1] Epicoracoid, *S* Scapula, *Cl* Clavicula, *G* Gelenkpfanne für den Humerus.

Am selbständigsten ist das Episternum erhalten bei den südamerikanischen Nagern, bei Cavia, Coelogenys, Dasyprocta, ferner bei Hystrix, Phyllomys und Capromys. Es besteht hier ebenfalls aus einem Mittelstück und zwei Seitenstücken, jedoch stellt es sich nicht mehr als ein einheitliches Ganzes dar, sondern die drei Abschnitte haben sich als scharf gesonderte Stücke gegliedert. Dieselben werden unter einander nur durch lockere Bandmassen, mit den ursprünglich an sie angelegten Knochen jedoch fester verbunden. Das mittlere, hyalin-knorpelige Stück sitzt enge dem Sternum auf, die seitlichen hängen mit den Claviculae zusammen. Die Sciuromorphae und Myomorphae haben eine weitere Umbildung des Episternalapparates erfahren. Der unpaare mittlere Abschnitt ist geschwunden, d. h. er ist wahrscheinlich mit dem Sternum verschmolzen; es kommen daher nur die beiden Seitenstücke vor, die als kleine Verbindungsglieder der hinteren Fläche des Manubrium sterni angefügt sind. Bei den Myomorphae sind die Episternalia gelenkig mit den Claviculae verbunden. Bei den Sciuromorphae, wo es sich um Rückbildungen handelt, fehlt ein Episterno-Claviculargelenk. Bei den Lagomorphae fehlt ein distinctes Mittelstück, die Seitenstücke (fibrös-knorpelig) reichen bis zur Clavicula (FLEISCHMANN).

Bei Beutlern verwächst das Mittelstück mit dem Sternum und ossificirt, die Seitenäste bleiben knorpelig und sind von einem Stützapparate zur Function einfacher Verbindungsstücke degradirt worden (Didel-

phys, Dasyurus, Phascogale, Phalangista). Die Reduction ist noch weiter fortgeschritten bei Dendrolagus und Halmaturus, wo nur die Seitenäste deutlich sind. Bei Phascolomys und Phascolarctos haben auch die Seitenäste alle Selbständigkeit verloren, bloss die zwischen Sternum und Claviculae ausgespannten Ligamente zeugen noch von ihrer früheren Existenz.

5. Der Schädel.

Die Frage nach der ersten Entstehung des Kopfskeletes stand von jeher im Vordergrund aller morphologischen Probleme auf dem Gesammtgebiet der Wirbelthieranatomie. Bis über die Mitte unseres Jahrhunderts hinaus war die Goethe-Oken'sche Theorie, nach welcher das Kopfskelet der Vertebraten aus einer Summe von Wirbeln („Schädelwirbel") mit allen ihren Adnexa bestehen sollte, die herrschende. Diese Lehre, welche also in dem Satze gipfelte: Der Schädel ist eine „fortgebildete Wirbelsäule", hatte viel Bestechendes, und ein unendliches Material wurde zu ihrer Stütze zusammengetragen; ja dieselbe schien auch zu einer Zeit, als die Morphologie auf Grund zahlreicher entwicklungsgeschichtlicher und anatomischer Erfahrungen bereits beträchtliche Fortschritte gemacht hatte und neue, weitere Gesichtspunkte gewonnen worden waren, eine gewisse Berechtigung zu besitzen und das Feld noch behaupten zu können.

Man argumentirte folgendermassen: Wie bei der Wirbelsäule, so lassen sich auch am Schädel sowohl onto- als phylogenetisch drei Stadien unterscheiden, nämlich ein häutiges, knorpeliges und knöchernes. Spricht sich nun hierin schon eine bedeutsame Uebereinstimmung zwischen beiden aus, so wird dieselbe noch durch folgende Thatsache wesentlich gesteigert. Die Chorda dorsalis erstreckt sich stets noch eine gewisse Strecke in die Schädelbasis hinein, so dass sich also letztere auf derselben skeletogenen Grundlage wie die Wirbelsäule und zugleich in deren directer Achsenverlängerung entwickelt.

Als Cardinalpunkt der ganzen Lehre galt nun fernerhin die möglichst exacte Klarlegung der beim Schädelaufbau in Betracht kommenden skeletogenen Elemente, und man ahnte lange Zeit gar nicht, dass man sich bei dem Bestreben, auf diesem Wege in die Urgeschiche des Wirbelthierkopfes einzudringen, auf ganz falschen Bahnen bewegte, dass man, mit anderen Worten — um mich eines starken Ausdruckes zu bedienen — das Pferd am Schwanz aufzäumte, d. h. dass man die letzte Errungenschaft des Kopfes — denn eine solche ist das Skelet desselben — in den Vordergrund der Untersuchung rückte.

Erst ganz allmählich wurde erkannt, dass der Schädel wohl niemals, und zwar in seiner Stammesentwicklung so wenig als während seiner Bildung im Individuum, aus segmental angeordneten Knorpelstücken bestanden hat.

Nur im Occipitalgebiet war er vielleicht einmal im Besitz von gesonderten knorpeligen Neuralbogen. Kurz, immer mehr brach sich die Ansicht Bahn, dass die Lösung jenes grossen Problems nicht allein nur von einer entwicklungsgeschichtlichen und vergleichend-anatomischen Analyse des Skeletes erwartet werden darf, dass vielmehr ein befriedigender Aufschluss das Verständniss der Urgeschichte einer ganzen Reihe von Organen voraussetzt, die in ihrer Anlage zeitlich

ungleich weiter zurückreichen als jenes. Ich meine die Sinnesorgane, das Gehirn mit seinen Nerven, die Kopfmuskeln und das ganze Gebiet des Vorderdarmes mit Mund und Visceralspalten.

Die Gewinnung dieser Einsicht bedeutete einen gewaltigen Fortschritt, und rastlos wurde theils von vergleichend-anatomischer (GEGENBAUR, HUXLEY, AHLBORN, W. K. PARKER, WIEDERSHEIM), theils von entwicklungsgeschichtlicher Seite (BALFOUR, MILNES, MARSHALL, VAN WIJHE, v. KUPFFER, BEARD, DOHRN, KILLIAN, RABL u. A.) weiter gearbeitet. Es wäre reizvoll genug, auf das von den einzelnen Forschern Errungene näher einzugehen und so eine Geschichte unserer Wissenschaft in den einzelnen Phasen ihrer Entwicklung zu schreiben, es würde mich dieses aber hier zu sehr in's Détail führen, und ich muss mich vor der Hand darauf beschränken, den Standpunkt unseres Wissens in den allgemeinsten Umrissen festzustellen. Man erwarte aber — ich will dies ausdrücklich bemerken — kein abgeschlossenes, vollendetes Bild, denn bis zur Erreichung eines solchen hat es noch gute Weile, und zwar nicht allein wegen des an und für sich nur langsam und überaus schwierig zu bewältigenden Stoffes und des dabei herrschenden Widerstreites der Meinungen, sondern auch deswegen, weil manche Punkte erst bei der speciellen Besprechung der Hirnnerven in das richtige Licht gerückt und dadurch verständlicher gemacht werden können. Ich muss deshalb z. Th. auf jenes Capitel verweisen.

Der in der Achsenverlängerung der Wirbelsäule liegende, das Gehirn umschliessende Schädelabschnitt wird als **Hirnschädel** oder als **Cranium** bezeichnet. An der Ventralseite desselben liegt bei den Cranioten in serialer Anordnung ein knorpeliges oder knöchernes Bogensystem, welches den Anfang des Vorderdarmes reifenartig umspannt und welches als **viscerales Skelet** dem **cranialen Skelet** gegenübergestellt wird. Es steht in wichtigen Beziehungen zur Kiemenathmung, insofern je zwei Bogen eine vom Entoderm des Vorderdarmes her durchbrechende und auf den Durchtritt des Wassers berechnete Oeffnung („Kiemenloch") umrahmen. Der vorderste Visceralbogen begrenzt den Mundeingang und wird so, eine feste Stütze für letzteren bildend, zum **Kiefer-** und weiterhin, bei höheren Typen, zum **Gesichtsskelet**. Die weiter nach hinten liegenden Bogen fungiren als Kiementräger.

Bevor es zur Anlage des knorpeligen, bezw. knöchernen Skeletes kommt, besteht die ganze Kopfregion in ihrer grössten Ausdehnung aus einem weichen, mesodermalen Bildungsgewebe, welches um das Gehirn eine häutige Kapsel formirt, und in welchem bereits die einzelnen Hirnnervenanlagen deutlich zu unterscheiden sind. Dasselbe gilt für die ebenfalls schon sehr frühe sich anlegenden drei höheren Sinnesorgane, welche, wie später des Weiteren gezeigt werden soll, im Laufe der weiteren Entwicklung in buchtigen Hohlräumen („Sinnesbuchten") des Kopfes gelagert und so für die ganze Configuration der secundär um sie herum sich bildenden Skeletmassen von der einschneidendsten Bedeutung werden.

Was das alle jene Organe umhüllende, isolirende und stützende mesodermale Gewebe anbelangt, so lässt sich, wie namentlich an den Embryonen niederer Vertebraten (z. B. der Selachier), nachweisen, dass es in einzelne Segmente zerfällt, dass es eine **metamerische Anordnung** besitzt, auf Grund deren man also im Kopf

wie im Rumpf von einer Gliederung in Ursegmente (Urwirbel oder Somiten) sprechen kann. Diese Lehre wurde von Balfour inaugurirt und später namentlich von van Wijhe, Dohrn, Rabl, v. Kupffer, Miss Platt und Killian weiter ausgebaut. Alle diese Forscher stimmen darin überein, dass die Mesodermsegmente des Kopfes, welche z. Th. eine dem Cölom entstammende Höhle einschliessen[1]), aus einem indifferenten Gewebe bestehen, aus welchem später alle Bindesubstanzen, wie vor Allem das eigentliche Skelet des Kopfes und seiner Adnexa (accessorische Theile der Sinnesorgane etc.), sowie die Muskeln (Myotome) hervorgehen. Besteht nun hierüber keinerlei Widerstreit der Meinungen, so lässt sich dies hinsichtlich der angegebenen Zahl, der deutlichen, weniger deutlichen oder gar nicht erfolgenden Differenzirung des späteren Schicksales, sowie endlich der Beziehungen der einzelnen Mesodermsegmente zu den Gehirnnerven keineswegs behaupten. Gleichwohl aber hat, so sehr auch fast jeder Autor im Einzelnen von dem andern abweicht, doch Manches wieder eine allgemeine Geltung. So stimmen z. B. die verschiedensten Forscher darin überein, dass die Urgliederung der hinter dem Gehörorgan liegenden, in den Bereich der Vagusgruppe und des N. hypoglossus fallenden Kopfpartie deutlicher ausgesprochen ist, als in der nach vorne davon gelegenen Kopfregion. Hier wird sie von gewisser Seite (Rabl) so gut wie ganz geleugnet[2]) oder doch sehr eingeschränkt; ich werde später darauf zurückkommen. Zuzugeben ist aber immerhin, dass in der vorderen Kopfgegend die Mesodermmassen, wie schon erwähnt, in ihrer Segmentirung in der Regel nicht mehr in so typischer Weise hervortreten, dass sie nicht selten in ihren Grenzen „verwischt" erscheinen und z. Th. auch schon in früher Embryonalzeit mit benachbarten zusammenfliessen oder auch ganz verschwinden. Ein bis zu einem gewissen Grade rudimentärer Charakter[3]) scheint denselben nicht abgesprochen werden zu können, während die — wenn der Ausdruck erlaubt ist — vago-occipitalen Somiten mit denjenigen des Rumpfes viel näher übereinstimmen.

---

[1]) Vergleiche die entwicklungsgeschichtliche Einleitung dieses Buches.

[2]) Rabl leugnet zwar nicht eine Segmentirung des Mesoderms des Vorderkopfes, allein diese Gliederung in einzelne Abschnitte ist seiner Meinung nach von ganz anderer Art als jene, welche das Mesoderm des Rumpfes erfährt. Er will deshalb von einer Parallelisirung der betreffenden Segmente mit Urwirbeln oder Somiten nichts wissen. Was den Hinterkopf anbelangt, so behauptet Rabl, dass van Wijhe über die Grenzbestimmung zwischen Rumpf und Kopf im Unklaren geblieben sei, und meint, dass bei den Selachiern kaum mehr als drei, ja vielleicht nur zwei Urwirbel in den Hinterkopf einbezogen werden. Ebensowenig wie über die Zahl der Kopfsomiten wisse man über die Zahl der segmentalen Hirnnerven, und auch über die Frage nach dem Verhältniss zwischen Mesomerie und Branchiomerie müsse man vor der Hand die Antwort schuldig bleiben; eine sichere Gewähr für einen Parallelismus zwischen beiden bestehe vorerst noch so wenig als für die Behauptung, dass die Kiemenspalten inter-, oder wie Andere wollen, intrasegmentale Bildungen vorstellen. — Mit dieser negirenden Auffassung geht der genannte Autor meiner Ansicht nach viel zu weit, doch ist hier nicht der Ort, in eine Discussion einzutreten.

[3]) Dieses rudimentäre Verhalten der Vorderkopfsomiten, wie z. B. der Ausfall gewisser Muskeln (4 und 5) wird verständlich aus dem Aufhören der Beweglichkeit der Hirnkapsel, und eben dieses Aufhören wurde wohl durch die Volums-Entfaltung des Gehirns bedingt. — Bei den vordersten Kopfmyotomen persistirt ein Theil der ursprünglichen Muskulatur, da derselben in der Bewegung des Augapfels eine Gelegenheit zum Functionswechsel gegeben war. Bei den Myotomen in der Region der Gehörkapsel fehlte diese Gelegenheit, und sie gingen deshalb zu Grunde. Von den Occipitalmyotomen lieferten einige z. Th. die Schultermuskulatur (J. W. van Wijhe).

Bezüglich der Zahl der in den Wirbelthierkopf eingehenden Mesodermsegmente ist also, wie oben schon auseinandergesetzt wurde, bis jetzt noch durchaus keine Einigung erzielt, und ich werde die Ansicht einzelner Autoren, soweit ich sie im Vorstehenden schon angedeutet habe, in einem Anhang zu diesem Capitel zum Ausdruck zu bringen suchen.

Ich habe oben bemerkt, dass man am Wirbelthierschädel eine craniale und eine viscerale Partie unterscheiden könne. Es wird sich nun die Frage erheben, in welchem Verhältniss stehen beide zu einander und welche Beziehungen zeigen sie zur Urgliederung? Darauf ist zu antworten, dass sich letztere ursprünglich wohl auf beide erstreckte, dass also jedes Myotom einst seinen ventralen Abschnitt der Seitenplatten mit dem zugehörigen Abschnitte des Kopfcöloms („Kopfhöhle") besass[1]). Später aber kam es, worauf die Erfahrungen der meisten Embryologen hinweisen, zumal im Vorderkopf, zu einer mehr oder weniger bedeutenden Verschiebung der branchialen Region, d. h. zu einer Art von Incongruenz gegenüber dem eigentlichen Cranium, so dass sich also Branchio-, Myo- und Neuromerie nicht mehr decken. Eine solche ontogenetisch sich vollziehende Verschiebung ist, wenn auch in etwas schwächerem Grade, für die Hinterkopfregion zu constatiren. — Trotzdem nun also im Laufe der Phylogenese die Segmentation des visceralen Schädelabschnittes eine gewisse Selbständigkeit erreicht hat und die craniale Schädelpartie zur Zeit allein noch unter dem Gesichtspunkt einer Summe von Somiten fällt, so ist dabei doch nicht ausser Acht zu lassen, dass sich von den Kopfsomiten aus nicht nur mesodermales Gewebe in die betreffenden Kiemenbogen erstreckt, sondern dass den beiden vorderen derselben zu einer gewissen Entwicklungsperiode sogar heutzutage noch je ein Cölomabschnitt zukommt.

Nach der Auffassung J. W. van Wijhe's zerfällt der Wirbelthierkopf (zu Grunde gelegt wurden die Selachier) in neun Mesodermsegmente, über deren Beziehungen zu den Nerven ich auf das Capitel über die Neurologie verweise. — Ich will hier nur noch bemerken, dass, wie oben schon erwähnt, von den dem Vorderkopfe angehörenden Somiten manche nur noch in Rudimenten auftreten. Die Zahl der von A. Oppel bei Reptilien (Lacerta, Anguis) nachgewiesenen Vorderkopfsomiten beträgt drei.

van Wijhe ist aber auch bezüglich des Amphioxus zu dem Resultate gelangt, dass man, wenn auch der kiementragende Theil des Amphioxusdarmes dem Kopfdarm der höheren Thiere homolog ist, doch nicht berechtigt ist, durch eine Querebene, welche man hinter dem Kiemendarm des Amphioxus hindurchlegt, die Region abzugrenzen, welche dem Kopfe der Cranioten entspricht.

Beim Amphioxus sowohl wie bei Selachiern lässt sich nachweisen, dass sich der ursprüngliche Kopfdarm während der Ontogenese beim Längenwachsthum des Körpers nach hinten (caudalwärts) verschiebt, sodass z. B. bei einem Pristiurus-Embryo von 76 Myotomen die Ausmündungsstelle des Gallenganges in den Darm im vierten, bei Pristiurus-Embryonen von 26 mm aber im siebzehnten Rumpfsegment zu suchen ist.

[1]) Nach A. Dohrn soll dies heute noch in der Ontogenese von Torpedo marmorata nachweisbar sein; allein auch hier tritt schon sehr frühe eine Verwischung der ursprünglichen Verhältnisse ein.

Bei den jüngsten Entwicklungsstadien des Amphioxus liegt die bereits aufgetretene Leber im dreizehnten Körpersegment, und damit ist ein Anhaltspunkt gegeben, um die Zahl der Segmente, welche beim Amphioxus dem Kopf der Cranioten entsprechen, annähernd zu bestimmen. Dieselbe beträgt höchstens zwölf, was man findet, wenn man alle vor der Leberanlage befindlichen Segmente zur Kopfregion rechnet. Wahrscheinlich aber wird sich bei weiteren Untersuchungen die Zahl als eine noch geringere herausstellen; denn es ist sehr wohl möglich, dass die Leberanlage bei dem erwähnten Larvenstadium schon um ein Paar Segmente nach hinten gerückt ist. Sie kann also sehr wohl neun betragen und würde dann mit derjenigen höherer Thiere übereinstimmen.

Es liegt, meint VAN WIJHE, kein Grund zur Annahme vor, dass Cranioten jemals mehr als acht Kiementaschen — abgesehen von einer im Hyoidbogen vielleicht abortirten — besassen. Man findet diese Zahl bei Heptanchus, Chlamydoselache und den Embryonen der Petromyzonten. Auch der der Permformation angehörige Xenacanthus besass nach A. FRITSCH sieben Kiemenbogen, hatte beim Vorhandensein eines Spritzloches also wahrscheinlich auch acht Kiementaschen. Wahrscheinlich ist ein grosser Theil der Kiemendarmregion des Amphioxus im Vorderrumpf der Cranioten zu suchen (s. das Capitel: Urogenitalsystem).

Nach A. DOHRN lassen sich an Embryonen von Torpedo marmorata, von der Glossopharyngeus-Region angefangen, 12—15 Myotome für den Vorderkopf nachweisen. Dass VAN WIJHE nur neun Metameren feststellen konnte, beruht — meint DOHRN — darauf, dass jener Embryonalstadien untersuchte, wo bereits (wie z. B. im Mandibular- und Hyoidsegment, welchen DOHRN je drei Myotome vindicirt) secundäre Verschmelzungen der in jüngeren Stadien noch deutlich getrennten Myotome, sowie einer grösseren Zahl von Kiemenspalten stattgefunden haben sollen. Im Weiteren kommt DOHRN auf die Verwischung der ursprünglichen Metamerie, sowie auf die oben schon geschilderte, allmählich sich anbahnende Incongruenz zwischen Branchiomerie und den dorsalen Mesodermsegmenten zu sprechen. Bezüglich der für die Begründung einer Angiomerie wichtigen embryonalen Gefässverhältnisse, welche nach DOHRN auf eine grössere Zahl früher vorhanden gewesener Kiemenspalten schliessen lassen, muss ich auf die Originalarbeit, die XV. Studie von A. DOHRN, verweisen (s. d. Literatur-Verzeichniss) (vergl. auch das Urogenitalsystem des Amphioxus).

Miss JULIA PLATT kam bei Acanthias-Embryonen zu folgenden Resultaten. Der Tractus intestinalis erstreckt sich unterhalb der Neuralplatte bis zum Vorderende des Embryos. Durch das Abwärtswachsen des Infundibulums zerfällt das Vorderende desselben in eine prae- und postinfundibulare Partie. Aus ersterer entsteht das vordere Paar der Kopfhöhlen, auf diese folgen die „praemandibularen“ Höhlen, welche sich im Gewebe der dorsalen Darmwand bilden. Die Mandibularhöhle entsteht durch den Zusammenfluss von zwei Höhlen, wovon jede einem Kopfsomit entsprechen soll. Drei (mesodermale) Somiten liegen oberhalb des Hyoidbogens.

Vor den Trigeminus- und Trochlearis-Nervenanlagen entsteht ein Nervencomplex: 1) der Nervus olfactorius; 2) ein dorsaler Nerv, welchen Miss PLATT „Thalamicus“ nennt, und welcher als eine dorsale Oculomotorius-Wurzel angesprochen wird. Zellstränge, welche von dieser gemeinsamen Nervenanlage des Olfactorius und Thalamicus ausgehen, vereinigen sich mit den Wänden der „vorderen“ und den praemandibularen Kopf-

höhlen. In beiden Kopfhöhlen entwickeln sich später Muskelelemente. Nach hinten und vorne vom Infundibulum trifft man auf Spuren früher vorhandener Kiemenspalten, welche also vor der hyo-mandibularen Kiemenspalte gelegen haben müssen. Unterstützt wird diese Annahme durch das Verhalten von Batrachus-Embryonen. Die Mund-Einstülpung dieses Fisches ist doppelt, d. h. ursprünglich durch eine Scheidewand in zwei Theile gespalten.

Nach G. Killian[1]) lassen sich bei Torpedo ocellata 18—19 Kopfsomiten nachweisen, und zwar unterscheidet man:

1) eine Occipitalzone mit vier,
2) eine Glossopharyngeuszone mit zwei,
3) eine Hyoidzone mit vier,
4) eine Spritzlochzone mit drei,
5) eine Mandibularzone mit drei,
6) eine Oral- oder Mundzone mit mindestens zwei Somiten.

Zum Schluss seien hier noch die Ergebnisse C. Rabl's an Selachier-Embryonen erwähnt, auf welche ich oben schon kurz hingedeutet habe. Der genannte Forscher erkennt nur den fünf distalen (d. h. den hinter den Ohrbläschen liegenden) Kopfsegmenten den Werth von Somiten im Sinne derjenigen des Rumpfes zu. Die vier proximalen (vorderen) sollen eine „kaum entfernte Aehnlichkeit" damit zeigen. Rabl unterscheidet am Kopf der Wirbelthiere ontogenetisch und phylogenetisch zwei Abschnitte: einen vorderen grösseren, unsegmentirten, und einen hinteren kleineren, segmentirten. Die Grenze zwischen beiden bildet das Gehörbläschen, das aber noch dem Vorderkopfe zuzurechnen ist. Das Mesoderm des Vorderkopfes kann sich in mehrere Abschnitte theilen, die jedoch weder nach der Art ihrer Entstehung und weiteren Ausbildung, noch auch nach ihren Beziehungen zu den Nerven mit Somiten vergleichbar sind.

Wie man sieht, bilden die Resultate Rabl's und Killian's geradezu zwei Extreme, und ich habe beide absichtlich nebeneinander gestellt, um dadurch auf die gewaltigen Schwankungen hinzuweisen, in welchen sich die Specialforscher auf jenem Gebiete bewegen, und um zu zeigen, wie weit entfernt wir heute noch von der Möglichkeit einer Vereinigung der einzelnen Ansichten sind. Gleichwohl kann ich aber nicht umhin, hier noch einmal zu betonen, dass wir immerhin, was die Grundanschauungen über die Bildungsgeschichte des Kopfes anbelangt, bereits zu einer befriedigenderen, nahezu einheitlichen Auffassung gelangt sind.

a) Hirnschädel (Cranium).

In dem anfangs noch ganz häutigen Schädelrohr treten uns die ersten Knorpelanlagen in Form zweier Spangenpaare entgegen. Sie liegen basalwärts vom Gehirn, fassen die Chorda dorsalis zwischen sich und werden als Parachordalelemente und Trabeculae cranii (Schädelbalken) unterschieden (Fig. 68 *PE* und *Tr*). Bald vereinigen sie sich zu einer sog. Basilarplatte, welche die Chorda ventral- und dorsalwärts umwächst, so dass dadurch in sehr früher Zeit ein solides Widerlager für das Gehirn geschaffen ist. Nach vorne zu ragen aber nach wie vor die schlanken Schädelbalken hervor und schliessen einen Hohlraum ein, den man als primitive Pituitargrube bezeichnen kann (Fig. 68 *PR*).

[1]) Die definitive Arbeit ist noch nicht publicirt.

Die Pituitargrube kann nun, je nach verschiedenen Thiergruppen, auf sehr verschiedene Weise einen Abschluss erfahren, und zwar dadurch, dass sich die Schädelbalken medianwärts bis zur vollständigen Verschmelzung vereinigen (Fig. 69 A, *Tr*), oder dadurch, dass das häutige Zwischengewebe von der Mundschleimhaut aus verknöchert (Bildung eines Os parasphenoideum, Fig. 69 B, *Ps*). Eine dritte Möglichkeit ist die, dass es (wie z. B. bei gewissen Reptilien und allen Vögeln) durch excessive Ausbildung der Augen zu einer Compression und einem theilweisen Schwund der Schädelbalken kommt, in welchem Fall dann ein knorpelig-häutiges Interorbitalseptum an ihre Stelle tritt (Fig. 69 C, *Tr*, *IS*).

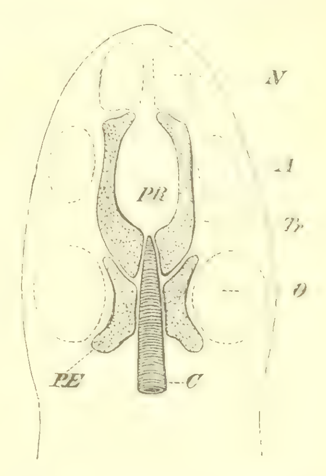


Fig. 68. Erste knorpelige Schädelanlage. *C* Chorda, *PE* Parachordalelemente, *Tr* Trabeculae cranii, *PR* Pituitar-Raum, *N*, *A*, *O* die drei Sinnesblasen (Geruchs-, Seh- und Gehörorgan).

Verfolgen wir die Wachsthumsvorgänge auf Grundlage solcher Verhältnisse weiter, wie wir sie uns als die ursprünglichen vorzustellen haben. Dabei ist an die oben erwähnte Möglichkeit einer medianen Verwachsung der Schädelbalken anzuknüpfen. Die dadurch erzielte knorpelige, basale Schädelplatte tritt nun durch Fortsatzbildungen in derartige Beziehungen zu den höheren Sinnesorganen [1], dass letztere — und dies gilt in erster Linie für den Geruchs- und Gehörapparat — eine schützende Hülle oder anfangs wenigstens eine Stütze erhalten. So differenzirt sich in einer für die Architektur des Schädels charakteristischen Weise in früher Zeit eine **Regio olfactoria, orbitalis** und **auditiva.**

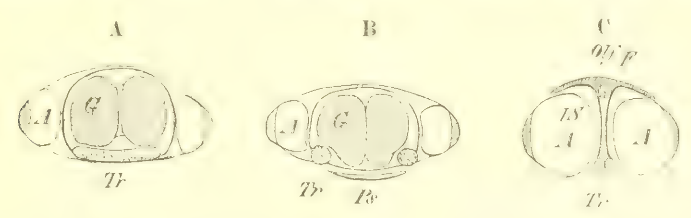


Fig. 69. Schematische Darstellung von Querschnitten durch den in der Entwicklung begriffenen Kopf von Stören, Selachiern, Anuren und Säugern **A**, von Urodelen, Crocodiliern und Ophidiern **B**, und von gewissen Teleostiern, Sauriern und Vögeln **C**. *Tr* Trabeculae cranii, *G* Gehirn, *A* Augen, *Ps* Parasphenoid, *IS* Interorbital-Septum, *F* Os frontale, *Olf* Nervi olfactorii.

Während nun die erstere und die letztere von diesen drei Regionen immer mehr von Knorpelgewebe umschlossen und namentlich bei höheren Typen in das eigentliche Schädelskelet immer mehr mit einbezogen werden, erhebt sich die anfangs rein horizontale, basale Knorpelplatte an ihren Seitenrändern und beginnt das Gehirn von allen

[1]) Dies ist jedoch nicht so zu verstehen, als ob die skeletogene Grundlage der Sinneskapseln ohne Weiteres auf die Trabekelmassen zurückzuführen wäre. Es handelt sich dabei vielmehr z. gr. Th. um eine selbständige Entstehung.

Seiten und endlich auch dorsalwärts zu umwachsen. So kann es schliesslich zu einer continuirlichen Knorpelkapsel, wie sie uns z. B. beim Selachierschädel zeitlebens vorliegt, kommen. Bei weitaus der Mehrzahl der Wirbelthiere spielt nun aber der Knorpel keine so grosse Rolle, und beschränkt sich im Allgemeinen auf die Basis und auf die Sinneskapseln. Der übrige Schädel, und dies gilt vor Allem für

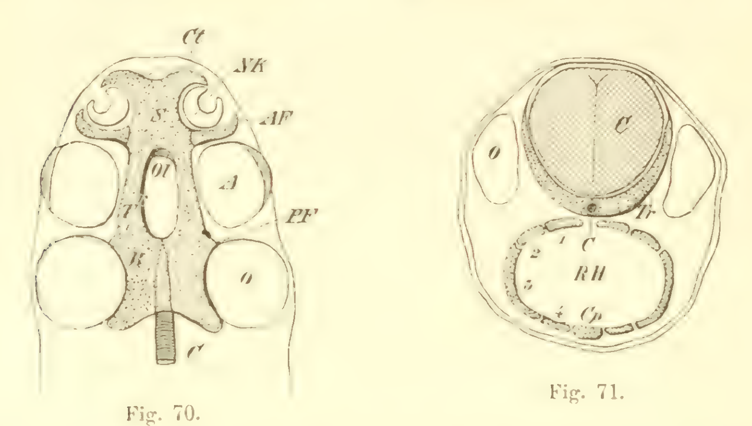


Fig. 70. Zweites Stadium der Entwicklung des Primordialschädels. *C* Chorda, *B* Basilarplatte, *T* Trabekel, welche sich nach vorne zu der Nasenscheidewand (*S*) vereinigt haben, *Ct*, *AF* Fortsätze derselben zur Umschliessung des Geruchsorgans (*NK*), *Ol* Foramina olfactoria für den Durchtritt der Riechnerven, *PF*, *AF* Post- und Antorbitalfortsatz der Trabekel, *NK*, *A*, *O* die drei Sinnesblasen.

Fig. 71. Drittes Entwicklungsstadium des Primordialschädels. Schematischer Querschnitt. *C* Chorda, *Tr* Trabekel, welche von unten und seitlich das Gehirn (*G*) umschliessen, *O* Ohrblase, *RH* die vom Visceralskelet umschlossene Rachenhöhle, 1—4 die einzelnen Componenten der Visceralbogen, welche sich ventralwärts bei *Cp* (Copula) vereinigen.

das Dach, wird aus dem häutig-fibrösen Zustand direct in den knöchernen übergeführt. Im Allgemeinen lässt sich der Satz aufstellen, dass beim fertigen, ausgebildeten Schädel der Reichthum an Knorpelelementen immer mehr zurück-, derjenige an Knochensubstanz dagegen immer mehr hervortritt, je höher die systematische Stellung des betreffenden Thieres ist.

b) Das Visceralskelet.

Die stets in hyalinknorpeligem Zustand sich anlegenden Visceralbögen umgreifen, wie wir bereits gesehen haben, den ersten Abschnitt des Vorderdarmes und liegen in die Schlundwand eingebettet (Fig. 72 *B*, *B*). Bei kiemenathmenden Thieren stets in grösserer Zahl (bis zu 8) vorhanden, unterliegen sie bei höheren Typen (Amnioten) einer immer grösseren Reduction und treten z. Th. da und dort, mittelst eines Functionswechsels, in bestimmte Beziehungen zum Gehörorgan.

Der vorderste, als Stützelement der Mundränder dienende und im Bereich des Nervus trigeminus liegende Bogen entsteht zuerst und wird als oraler oder mandibularer Visceralbogen bezeichnet (Fig. 72 *M*).

Dieser vorderste Visceralbogen trägt so wenig Kiemen, als dies bei dem zweiten (der Regel nach) der Fall ist. Letzterer liegt im Gebiet

des N. facialis und wird als Hyoidbogen (Fig. 72 *Hy*) bezeichnet. Die weiter nach hinten liegenden Visceralbogen, welche in den Bereich des N. glossopharyngeus und vagus fallen, fungiren bei Anamnia als Kiementräger. Ursprünglich müssen alle Visceralbogen mit dieser Function betraut gewesen sein.

In ihrer ersten Anlage ungegliedert, können die einzelnen Bögen später in verschiedene Stücke (bis zu 4) zerfallen, wovon das oberste unter die Schädelbasis resp. unter die Wirbelsäule sich einschiebt, während das unterste ventral zu liegen kommt und hier mit seinem Gegenstück durch eine sogenannte Copula (Basibranchiale), ähnlich wie die Rippen durch das Sternum, verbunden wird (Fig. 71, 1—4, *Cp*).

Fig. 72. Entwicklung des Visceralskelets (Schema). *N*, *A*, *O* die 3 Sinneskapseln. *Tr* Trabekel, welcher sich aus einer in früher Embryonalzeit nach vorne abgeknickten Lage (†) wieder aufgerichtet hat, *M* Meckel'scher Knorpel, *Qu* Quadratum, *Hy* Hyoidbogen, *B*, *B* ächte Kiemenbögen, zwischen welchen die Kiemenspalten sichtbar sind, *S* Spritzloch, *Co*, *Co* Copulae.

Auch die zwei vordersten Visceralbögen, der Mandibular- und Hyoidbogen, unterliegen einer Abgliederung. So theilt sich ersterer in ein kurzes, proximales Stück, das Quadratum, und in ein längeres, distales, die Cartilago Meckelii (Fig. 72 *Qu*, *M*). Das Quadratum wächst nach vorne in einen Fortsatz aus, in das sogenannte Palato-Quadratum

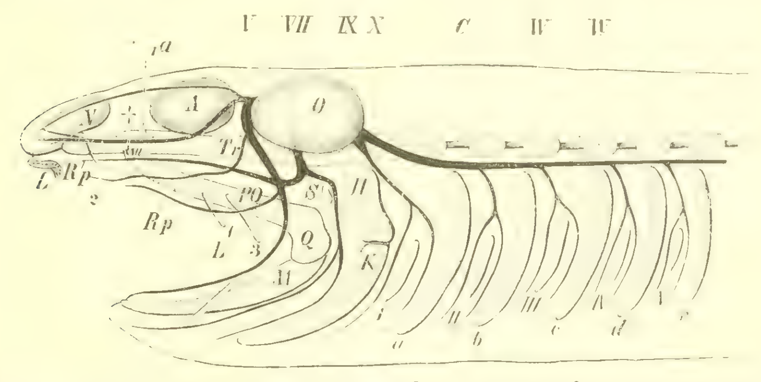


Fig. 73. Schematische Darstellung der segmentalen Kopfnerven mit Zugrundelegung des Selachierschädels. *N*, *A*, *O* die 3 Sinnesblasen, *Tr* Trabekel, *Q* und *PQ* Quadratum und Palatoquadratum, bei † mit den Trabekeln durch Bindegewebe verbunden, *M* Mandibel, *L*, L^1 Labialknorpel, *H* Hyomandibulare, *K* Hyoidbogen, *a*—*e* zum Respirationsgeschäft in Beziehung stehende Kiemenbögen, zwischen welchen die Kiemenspalten (*I*—*V*) sichtbar sind, *S* Spritzloch, *C* Chorda, *W*, *W* Wirbelkörper, *V* N. trigeminus, 1, 2, 3 seine 3 Hauptäste, Rp^1 sein Ramus palatinus, 1^a R. ophthalmicus profundus, *VII* N. facialis, *Rp* sein Ramus palatinus, *IX*, *X* Glossopharyngeus und Vagus.

(Fig. 73, *PQ*), welches sich mit der Basis cranii verbindet und so eine Art von Oberkiefer formirt. Ein zweites, am proximalen Abschnitt des II. Kiemenbogens figurirendes Stück heisst Hyomandibulare.

Bei allen Teleostier-Embryonen liegt, nach A. Dohrn, neben und vor dem Hyomandibulare, von letzterem nur getrennt durch die Arterie der Pseudobranchie, ein langer Knorpelstab, an dessen distalem Ende der Unterkiefer eingelenkt ist. Dieser Knorpel ist nach D. dem Spritzlochknorpel der Selachier homolog.

Das Quadratum, welches als Träger (Suspensorium) des Unterkiefers dient, bleibt entweder vom Schädel durch ein Gelenk getrennt, d. h. verbindet sich mit ihm nur bindegewebig, oder verwächst es mit ihm zu einer Masse.

Der Hyoidbogen[1]), welcher stets in sehr nahen Beziehungen zum Mandibularbogen steht und sich auch an dessen Suspensorialapparat betheiligen kann, zerfällt analog den weiter rückwärts liegenden Branchialbögen in eine Anzahl von Stücken (Teleostier), die man von oben nach unten als Symplecticum und Zungenbeinbogen (Hyoid) im engeren Sinn unterscheidet (Fig. 78). Ventralwärts in der Mittellinie fungirt als Copula für die Hälften beider Seiten ein Basi-hyale, welches verknöchern und sich als Os entoglossum in die Substanz der Zunge einbetten kann. Wahrscheinlich erlischt das Hyomandibulare, sowie das Symplecticum mit den Fischen und setzt sich auf Amphibien nicht mehr als knorpeliger oder knöcherner Skelet-Theil fort. Es sind übrigens in dieser Richtung noch weitere Studien anzustellen.

c) Die Schädelknochen.

Man kann in genetischer Hinsicht verschiedene Knochen unterscheiden. Die einen entstehen im Innern der Knorpelsubstanz, die andern an ihrer Peripherie, vom Perichondrium aus, oder auch ganz unabhängig vom Knorpel, an solchen Stellen des Schädels, wo sich letzterer nur häutig (bindegewebig) anlegt. Wieder in andern Fällen kommt es gar nicht zur richtigen Knochenbildung, sondern nur zu einer kalkigen Incrustation des Knorpels (Kalkknorpel).

Die in den häutigen Schädeltheilen resp. im Perichondrium entstehenden Knochen fallen ursprünglich unter den Begriff des Hautskeletes und sind, wie dies für letzteres früher schon ausgeführt wurde, in phylogenetischer Beziehung auf **Zahnbildungen** zurückzuführen. Nach diesem Modus entstehen z. B. heute noch die die Mundhöhle der Fische und Amphibien begrenzenden Knochen, und das kann uns auch nicht befremden, wenn wir bedenken, dass das Epithel des Cavum oris durch Einstülpung von der äusseren Haut her entstanden ist.

Diese primitive Entstehungsweise der ersten Kopfknochen lässt sie uns als die ältesten und zugleich als die bei niederen Thieren (Fischen) am reichsten entfalteten erscheinen. Dies gilt auch für den Fall, dass sie aus einer Kalksalzablagerung hervorgehen, welche (ohne vorhergehende Zahnbildungen) direct in einer bindegewebigen Grundlage erfolgt, wie

[1]) Nach den übereinstimmenden Angaben zahlreicher Autoren scheint es keinem Zweifel zu unterliegen, dass das Hyoid und Hyomandibulare mindestens zwei Kiemenbögen, und dass auch der Spritzlochknorpel [entgegen der früheren Auffassung, wonach er aus verschmolzenen Kiemenstrahlen der Pseudobranchie entstanden sein sollte] höchstwahrscheinlich dem Rest eines ganzen Kiemenbogens entspricht. Dohrn bekämpft auch die Ansicht, als wären Ober- und Unterkiefer Stücke eines Kiemenbogens.

solches bei vielen Deckknochen, wie z. B. denjenigen des Schädeldaches aller Vertebraten, von den Amphibien bis zu den Säugethieren hinauf, zu beachten ist. Es handelt sich eben hier um eine abgekürzte Entwicklung.

Die phyletisch jüngeren, endochondralen Knochen treten erst von den Reptilien an auf, während bei Amphibien in der Regel die perichondrale Entstehungsweise, neben dem oben geschilderten, ursprünglichsten Bildungsmodus, noch vorherrscht. Nicht selten gerathen endochondrale und Deckknochen in gegenseitige Berührung und verwachsen mit einander. So kann es geschehen, dass im Laufe der Generationen an Stelle eines Knorpelknochens ein Deckknochen tritt, die Knorpelbildung ein für allemal unterdrückt wird und sich nicht einmal ontogenetisch mehr wiederholt (vgl. das Hautskelet).

Ich gebe nun eine Uebersicht über die Namen der wichtigsten Knochen nach ihrer verschiedenen Vertheilung am Schädel.

Knochen der Mundhöhle (theils innerhalb derselben gelegen, theils dieselbe von aussen her begrenzend).

Deckknochen.	1. Parasphenoid.	8. Spleniale.
	2. Vomer.	9. Palatinum.
	3. Prae- oder Intermaxillare.	10. Pterygoideum.
	4. Maxillare.	11. Angulare.
	5. Jugale.	12. Supraangulare.
	6. Quadrato-jugale (z. Th.).	13. Coronoideum.
	7. Dentale.	

Knochen an der Aussenfläche des Schädels.

14. Nasale.	19. Postorbitale.
15. Lacrimale.	20. Supraorbitale.
16. Frontale.	21. Parietale.
17. Praefrontale.	22. Temporale od. Squamosum.
18. Postfrontale.	23. Supra-Occipitale (z. Th.).

Knorpelknochen.

Knorpelknochen.

1. Basi-Occipitale, 2. Basi-Sphenoid, 3. Praesphenoid — Vorzugsweise bei Amnioten den grössten Theil der Schädelbasis formirend.
4. Exoccipitale s. Occipitale laterale. (Supraoccipitale z. Th.)
5. Pro-, Epi- und Opisthoticum s. Intercalare, Sphen- und Pteroticum (knöcherne Gehörkapsel).
6. Orbito-, 7. Ali- — Sphenoid, in der Gegend der Schädelbalken sich entwickelnd.
8. Ethmoid sammt dem übrigen knorpeligen Nasenskelet (Septum, Muscheln etc.).
9. Quadratum.
10. Articulare.
11. Visceralskelet (z. Th.).

A. Fische.

Hier zeigt das Kopfskelet, je nach den verschiedenen Gruppen, eine so reiche Ausstattung, dass sich die Schilderung, soll sie sich nicht in Weitläufigkeiten verlieren, nur in skizzenhaften Umrissen bewegen kann.

Bei **Amphioxus**[1]) wird das rudimentäre, auf ausserordentlich niederer Entwicklungsstufe stehen bleibende Gehirn nur von einer dünnen, bindegewebigen Hülle umgeben, sodass man hier von einem cranialen Skelet gar nicht reden kann, dagegen findet sich ein aus zahlreichen elastischen, aber nicht knorpeligen Stäben bestehendes Kiemenskelet. Gleichwohl kann von einer directen Anknüpfung an irgend einen andern Wirbelthierschädel nicht die Rede sein. Viel besser steht es in dieser Beziehung mit dem Kopfskelet der nächst höheren Fische, der **Cyclostomen**, denn dieses weicht in seiner ursprünglichen Anlage, wie ich sie oben für alle Wirbelthiere in ihren Grundzügen vorgezeichnet habe, principiell nicht ab. Später aber, d. h. bei dem geschlechtsreifen Thier (Petromyzon), zeigt der Schädelbau, in Folge der saugenden Lebensweise dieser Thiere, so viel Eigenthümliches, dass er eine isolirte Stellung einnimmt. Vor Allem

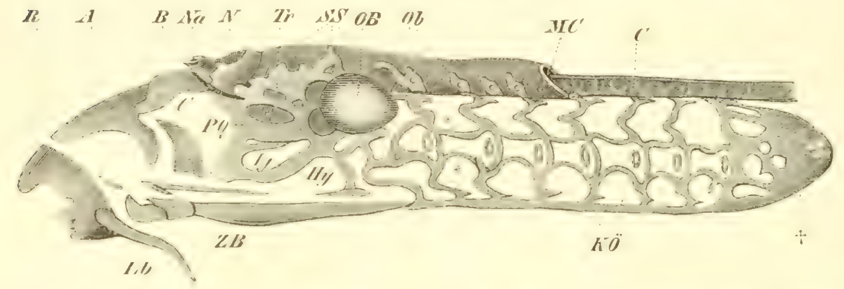


Fig. 74. Kopfskelet von Petromyzon Planeri. *Lb* Labialknorpel, *R* knorpeliges, ringförmiges Skelet des Saugmundes, *A*, *B*, *C* drei weitere Stützplatten des Saugmundes, *ZB* Zungenbein, *Na* Apertura nasalis externa, *N* Nasensack, *Tr* Trabekel, *PQ* Palato-Quadratum, *Ig* Spange, die noch zum Palato-quadratum gehört, *SS* fibröses Schädelrohr, welches nach hinten bei *MC* (Medullarkanal) durchschnitten ist, *OB* Ohrblase, *Ob* obere Bogen, *Hy* Hyoid, *KO* Kiemenöffnungen, † hinterer Blindsack des Kiemenkorbes, ** Querspangen des Kiemenkorbes, *C* Chorda.

fehlen eigentliche Kieferbildungen im Sinne der übrigen Vertebraten, weshalb man diese Fische als Cyclostomen allen übrigen Wirbelthieren als Gnathostomen gegenübergestellt hat. [Ueber den Vergleich des Petromyzonten-Schädels mit dem der Anurenlarven, sowie über den Versuch, die Skelettheile des ersteren auf diejenigen der Gnathostomen (Holocephalen) zurückzuführen s. die Arbeiten von Howes und Huxley].

An Stelle des offenbar rückgebildeten Kieferapparates liegt z. B. bei dem geschlechtsreifen Neunauge eine Reihe dachziegelartig sich deckender Knorpelplatten, die nach vorne durch einen, den Mundeingang umsäumenden Ringknorpel abgeschlossen werden (Fig. 74). Auf der den letzteren überziehenden Mundschleimhaut entwickeln sich eine grosse Anzahl von Hornzähnen, welche beim Ansaugen des Thieres als Haftapparat fungiren. Zu diesen Eigenthümlichkeiten kommt noch ein ganz im Niveau der äusseren Körperdecken liegendes, complicirtes Kiemenskelet, dessen Spangen nicht, wie dies sonst die

[1]) Ueber Beziehungen des Amphioxuskopfes zu dem Vorderrumpf der Cranioten vergl. das Capitel über das Urogenitalsystem. Ueber den uralten, paläozoischen Cyclostomen Palaeospondylus Gunnii s. d. Arbeit von Traquair (Annal. and Magaz. Nat. Hist., Ser. 6. Vol. VI. 1890). (Vergl. auch J. W. van Wijhe.)

Regel bildet, in einzelne Gliedstücke zerfallen. Endlich verdient eine besondere Beachtung der knorpelig-fibröse Riechsack, welcher, offenbar ebenfalls in Anpassung an das Sauggeschäft, im Laufe der Zeiten eine dorsale Lage und Ausmündung gewonnen hat (Fig. 74). Ueber seine Anlage vergl. das Capitel über das Geruchsorgan.

Die eigentliche Hirnkapsel ist bei Ammocoetes fast ganz fibrös und besitzt nur ventralwärts zwei knorpelige, zu einem Bogen vereinigte Schädelbalken, sowie eine knorpelige Gehör- und eine zum kleinsten Theil knorpelige Riechblase. Während der Metamorphose geht dieses höchst einfache Schädelgerüste durch das Auftreten ganz neuer Skeletstücke grosse Veränderungen ein, und ich verweise bezüglich der ferneren Vorgänge auf die im allgemeinen Literatur-Verzeichniss figurirende, schöne Arbeit von P. Bujor. Ebendaselbst finden sich auch werthvolle Angaben über die während der Metamorphose platzgreifenden Veränderungen in anderen Organsystemen (Umbildungen, Neubildungen von Muskeln und Muskelgruppen, Neubildung des Oesophagus, Regeneration des Mittel- und Enddarm-Epithels etc. etc.). Für alle diese ist der embryonale Charakter bemerkenswerth, welchen die die neuen Organe aufbauenden Gewebselemente aufweisen. Vieles erinnert auch an die Histolyse im Arthropoden-Körper.

Während das Riechorgan der Neunaugen nur eine kurzhalsige, gegen die Mundhöhle blind geschlossene Flasche darstellt, ist es bei den Myxinoiden zu einer langen, von Knorpelringen umspannten Röhre kaminartig ausgewachsen. Ausserdem aber unterscheidet es sich dadurch wesentlich von dem der Petromyzonten, dass es durch einen langen Nasen-Gaumengang mit dem Cavum oris in Communication steht.

Was nun den **Selachierschädel** betrifft, so repräsentirt er nach jeder Beziehung die einfachsten, am leichtesten zu verstehenden Verhältnisse, sodass man ihn füglich als den besten Ausgangspunkt für das Studium des Kopfskeletes aller übrigen Wirbelthiere bezeichnen kann. Er stellt eine knorpelig-häutige Kapsel aus einem Gusse dar und ist mit der Wirbelsäule entweder unbeweglich (Squaliden) oder gelenkig verbunden (Rochen und Chimären).

Nirgends kommt es noch zur Entwicklung von eigentlichen Knochen, wohl aber von Kalkknorpel. Die Palato-Quadratspange sowie der Unterkiefer zeigen eine reichliche Bezahnung (Fig. 75, *Z*)[1].

Die Riechsäcke liegen an der lateralen und ventralen Seite der zu einem oft

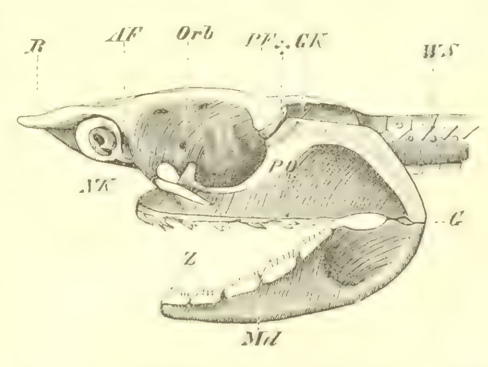


Fig. 75. Schädel von Heptanchus. *WS* Wirbelsäule, *GK* Gehörkapsel, *PF*, *AF* Postorbital- und Antorbitalfortsatz, *Orb* Orbita, *R* Rostrum, *NK* Nasenkapsel, † Articulationsstelle des Palatoquadratum (*PQ*) mit dem Cranium, *G* Unterkiefergelenk, *Md* Mandibula, *Z* Zähne.

[1]) Im Bereich des die Vorder-Enden der Palato-Quadrat-Spangen von Heptanchus verbindenden fibrösen Gewebes entwickeln sich kleine Zähne, und diese Stelle entspricht nach Röse jener Zone des Mundhöhlendaches, wo sich bei höheren Vertebraten der Vomer anlegt.

langen Wasserbrecher (Rostrum) ausgedehnten Regio nasalis. Letztere wird durch eine fibröse Lamina cribrosa vom Schädelcavum abgeschlossen. Nach hinten davon folgt die tiefe Orbitalbucht (Fig. 75 *Orb*) und an diese endlich grenzt die stark ausgedehnte Regio auditiva (*GK*), durch welche die halbcirkelförmigen Canäle des Gehörapparates hindurchschimmern.

Das Palato-Quadratum (PQ) ist in der Regel nur durch Bandmassen an der Basis cranii, beziehungsweise am Hyomandibulare, welches als Träger des ganzen Apparates dienen kann, befestigt, bei Chimären aber fliesst der Suspensorialapparat mit dem Cranium zu einer Masse zusammen (daher der Name: Holocephalen). Am vorderen Umfang des Hyomandibulare liegt ein in die Mundhöhle führender Schlitz, das sogen. Spritzloch (Spiraculum), in dessen Nähe sich Andeutungen einer früher vorhandenen Spritzlochkieme finden können. Sie hat ihre Lage auf einer das Spritzloch von vorne her umrahmenden Knorpellamelle (Spritzloch- oder Spiracularknorpel).

Da und dort findet man in der Reihe der Selachier Andeutungen eines in der Occipital-Region vor sich gehenden Assimilationsprocesses, d. h. man kann erkennen, wie nächst hinten liegende Wirbel im Laufe der Entwicklung ins Schädelskelet mit einbezogen werden. Derselbe Vorgang lässt sich auch bei Ganoiden, Dipnoërn und Teleostiern constatiren.

Das stets reich entwickelte Branchialskelet zeigt viele, durch secundäre Abgliederungen und Verschmelzungsprocesse charakterisirte Modificationen. Am äusseren Umfang jedes Branchialbogens entwickeln sich radienartig angeordnete Knorpelstrahlen, die als Stützelemente für die Kiemensäcke dienen. Sie finden sich auch am Hyomandibulare und Hyoid.

Während bei Selachiern die Kiemenöffnungen frei nach aussen münden, legt sich bei den Chimären (auch Chlamydoselache gehört hierher) eine vom Hinterrand des Hyomandibulare ausgehende Hautfalte über sie hinweg. Es ist dies die erste Andeutung eines Kiemendeckels, wie wir ihm, als Ausdruck einer höheren Entwicklungsstufe, bei Teleostiern und Ganoiden wieder begegnen werden.

Unter den **Ganoiden**[1]) nehmen jene Formen, bei welchen sich der mit der Wirbelsäule unbeweglich verbundene, hyaline Primordialschädel noch in voller Ausdehnung erhält, die niederste Stufe ein. Man nennt sie Knorpelganoiden. Wie bei Selachiern reicht das Cavum cranii auch hier nach vorne bis in die Ethmoidal-Gegend, wird aber von letzterer nicht durch fibröses, sondern durch knorpeliges Gewebe getrennt. Mit der Wirbelsäule ist der Schädel zu einem knorpeligen Continuum unbeweglich verbunden und zugleich schiebt sich das das Dach der Mundhöhle bildende Parasphenoid in Form einer platten, aber schmalen Knochenschiene noch eine beträchtliche Strecke am ventralen Umfang der Wirbelsäule nach hinten.

Während nun Selachier und Knorpelganoiden in der Gestaltung des Chondrocraniums im Wesentlichen übereinstimmen, nehmen die letzteren gleichwohl dadurch eine viel höhere Stufe ein, dass bei ihnen noch Knochen hinzutreten. Diese bedecken in einer grossen Anzahl von reich sculpturirten Schildern und Platten panzerartig die

---

[1]) Vgl. die schöne Arbeit von C. v. Kupffer über die Entwicklungsgeschichte des Stör-Kopfes.

Schädeloberfläche. Zum Theil finden sie sich auch, wie oben schon angedeutet, im Bereich der Mundhöhle resp. des Visceralskeletes. Auch im Kiemendeckel, der hier schon viel deutlicher ausgeprägt ist als bei Chimären, treten Knochenbildungen auf; allein diese erfahren bei Knochenganoiden eine noch ungleich reichere Ausgestaltung in einzelne Platten, die man als Operculum, Prae-, Sub- und Interoperculum bezeichnet.

Der ganze Palato-Mandibular-Apparat, welcher durch das Hyomandibulare und Symplecticum, sowie durch Bandmassen nur sehr lose an der Schädelbasis befestigt ist, macht einen sehr rudimentären Eindruck (Fig. 76 *Md*, *Sy*, *Hm*, *Qu*, *PQ*).

Das schon oben erwähnte Hautskelet gelangt nun bei einer zweiten Abtheilung dieser Fische, nämlich bei den Knochenganoiden, zu einer ganz excessiven Entwicklung und stellt auf der Schädeloberfläche einen aus zahlreichen Stücken und Stückchen bestehenden, steinharten Panzer dar (Fig. 77). Die Knochenbildungen beschränken sich aber nicht nur auf die Oberfläche, sondern greifen im ganzen Kopfskelet, wie z. B. in den Trabecularmassen und im Unterkiefer, Platz, sodass das Knorpelgewebe eine Reduction erfährt[1]).

Denkt man sich die perichondral entstandenen Knochen entfernt, die auf dem Schädeldach befindliche Fontanelle geschlossen und die in die Hinterhauptgegend eingehenden Wirbelelemente vollkommen getrennt, so resultirt daraus eine überraschende Aehnlichkeit zwischen dem Primordialschädel des Polypterus- und dem Selachierschädel, wie vor Allem demjenigen von Chlamydoselache, und den Notidaniden. Andrerseits lassen sich, was das Primordialcranium von Polypterus anbelangt, gewisse Anklänge an den Stegocephalen- und Amphibienschädel nicht verkennen. Genaueres hierüber, wie auch namentlich über den Ossificationsprocess, die Deutung der Hautknochen, und die muthmassliche Entstehung der Columella auris bei Polypterus, findet man in der Arbeit meines Schülers H. B. Pollard.

Das Kiemenskelet besteht bei Ganoiden aus 4—5 mehr oder weniger stark verknöcherten Kiemenbögen, die, wie bei Selachiern, von vorne nach hinten an Grösse abnehmend, bei Knochenganoiden an ihrer dem Schlund zuschauenden Fläche über und über von bürstenartigen Zahnmassen überzogen sind.

Es gab eine Zeit von ungemessener Dauer (Silur, Devon, Kohle), wo die Ganoiden im Verein mit Selachiern die ganze Fischfauna überhaupt vertraten; erst viel später traten die Knochenfische auf, welche sich, wie am besten ein Vergleich mit Amia und den Siluroiden (Pollard) zeigt, aus ihnen heraus entwickelt haben. Aber nicht allein deshalb sind die Knochenganoiden von hohem Interesse, sondern auch wegen ihrer offenbar nahen Verwandtschaft mit den Dipnoërn, sowie den ältesten Amphibien der Kohle und Trias, d. h. den Ganocephalen, den Labyrinthodonten und Stegocephalen. Es wird uns eine darauf gerichtete Vergleichung später noch zu wiederholten Malen beschäftigen.

Teleostier. Hier finden sich die allergrössten Verschiedenheiten, allein in seinem Grundplan ist jeder Teleostierschädel, wie namentlich

[1]) Bei Amia bleibt das knorpelige Primordialcranium in vollem Umfang erhalten.

derjenige der Siluroiden, auf denjenigen der Knochenganoiden zurückzuführen. Auf der anderen Seite aber zeigen sich keine Anknüpfungspunkte an die Amphibien, sondern wir haben die ganze

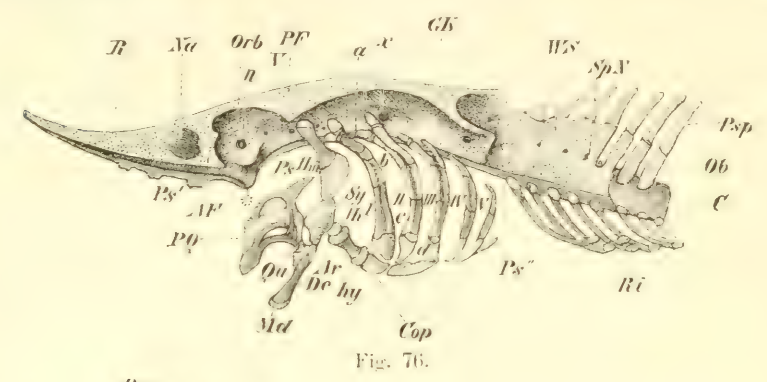


Fig. 76.

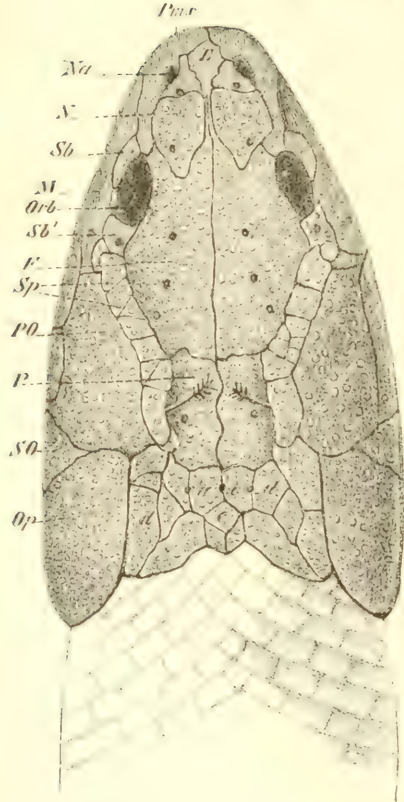


Fig. 77.

Fig. 76. Kopfskelet des Störs, nach Entfernung des Aussenskeletes. *WS* Wirbelsäule, *SpN* Austrittsöffnungen der Spinalnerven, *Psp* Processus spinosi, *Ob* obere Bogen, *C* Chorda dorsalis, *GK* Gehörkapsel, *PF*, *AF* Postorbital- und Antorbitalfortsatz, *Orb* Orbita, *II* Opticus-, *x* Vagusloch, *Na* Cavum nasale, *R* Rostrum, * vorspringende Kante an der Basis cranii (Basalecke), *Ps*, *Ps*¹, *Ps*² Parasphenoid, *PQ* Palato-quadratum, *Qu* Quadratum, *Md* Mandibula, *De* Dentale externum, *Ar* Articulare, *Hm* Hyo-mandibulare, *Sy* Symplecticum, *Ih* Interhyale, *hy* Hyoid, *I—V* erster bis fünfter Kiemenbogen mit den einzelnen Gliedern, dem gespaltenen Pharyngobranchiale (*a*), dem Epi- (*b*), Kerato- (*c*) und Hypobranchiale (*d*), *Cop* Copula des Visceralskeletes, *Ri* Rippen.

Fig. 77. Schädel von Polypterus bichir von der Dorsalseite. *Pmx* Praemaxillare, *Na* Apertura nasalis externa, *N* Nasale, *E* Ethmoid, *Sb*, *Sb*¹ Suborbitale anterius und posterius, *Orb* Orbita, *M* Maxilla, *Sp* Spiracularia, *PO* Praeoperculum(?), *SO* Suboperculum, *Op* Operculum, *F* Frontale, *P* Parietale, *a*, *b*, *c*, *d* Supraoccipitale Knochenschilder. Die beiden unter die Spiracularschilder hinabgehenden Pfeile zeigen die Mündung des Spritzloches an der freien Schädeloberfläche.

Gruppe der Knochenfische als einen auslaufenden Seitenzweig des Wirbelthierstammes zu betrachten.

Der knorpelige Primordialschädel persistirt bei den meisten Teleostiern in grosser Ausdehnung, und das Cavum cranii

kann sich so gut wie bei allen bis jetzt beschriebenen Schädeln in Form einer knorpeligen Röhre zwischen den Augen hindurch bis zur Ethmoidalgegend erstrecken, oder aber ist es zwischen den beiden Augäpfeln eingeschnürt und verkümmert (Fig. 69 *C*).

An Stelle der Palatoquadratspange liegt eine ganze Plattenkette, deren Glieder man als Quadratum, Meta-, Mesopterygoid, Pterygoid, sowie als Palatinum bezeichnet. In der Regio occipitalis und auditiva, sowie auf der dorsalen Schädelfläche entwickeln sich zahlreiche Knochencomplexe, auf deren Schilderung hier aber nicht näher eingegangen werden kann. Ich verweise deshalb auf Fig. 78 und 79, A, B.

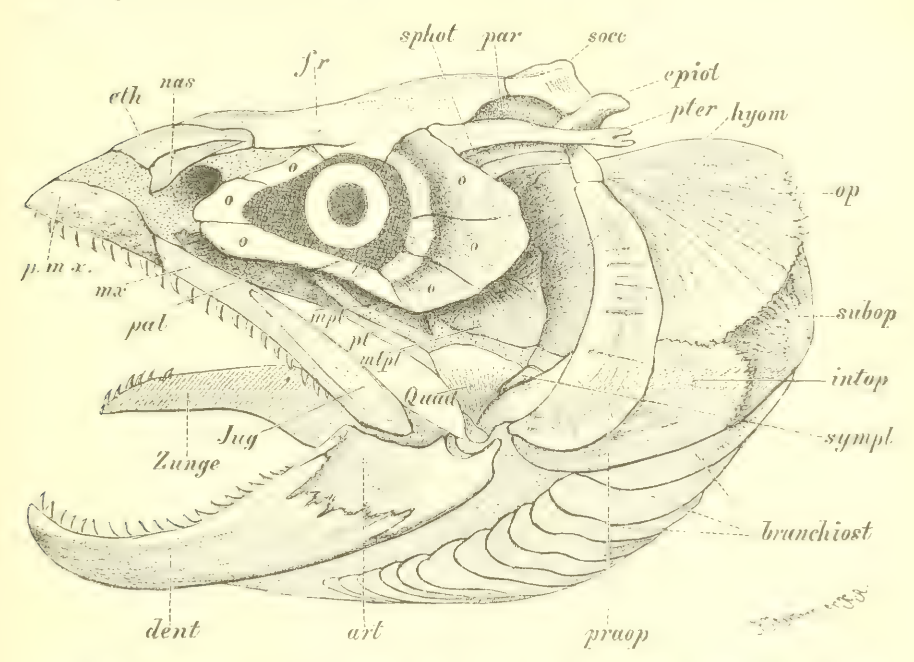


Fig. 78. Kopfskelet von Salmo fario. Linke Seite von aussen. *pmx* Praemaxillare, *eth* Supraethmoid (W. K. Parker), *nas* Nasale, *mx* Maxillare, *Jug* Jugale, *pt* Pterygoid, *mpt* Mesopterygoid, *mtpt* Metapterygoid, *Quad* Quadratum, *sympl* Symplecticum, *hyom* Hyomandibulare, *pal* Palatinum, *fr* Frontale, *o*, *o*, *o*, *o* Orbitalring, *par* Parietale, *sphot* Sphenoticum, *epiot* Epioticum, *pter* Pteroticum, *socc* Supraoccipitale, *op* Operculare, *praeop* Praeoperculare, *intop* Interoperculare, *subop* Suboperculare, *branchiost* Branchiostegalstrahlen, *dent* Dentale, *art* Articulare.

Erwähnenswerth ist ein bei manchen Teleostiern auftretender, in der Längsaxe der Schädelbasis liegender Canal, der die Augenmuskeln umschliesst, und der sich jederseits vor der Gehörkapsel in die Augenhöhle öffnet.

Alle die Mundhöhle begrenzenden Knochen, wie z. B. der Vomer, das Parasphenoid, das (in seinem Vorkommen und seiner Entwicklung sehr schwankende) Praemaxillare und Maxillare etc., können bezahnt sein.

Die Riechorgane stellen, wie bei allen Fischen, zwei blind geschlossene Gruben im Ethmoidalknorpel dar.

Ausser der oben schon erwähnten Plattenkette umgibt sich die eigentliche Schädelkapsel der Teleostier noch mit weiteren platten- oder spangenartigen Vorwerken. Dieselben entstehen als reine Hautverknöcherungen in der Umgebung des Auges (Orbitalring Fig. 78 *o, o, o*) und im Bereich des Kiemendeckels (Opercularknochen). In der ven-

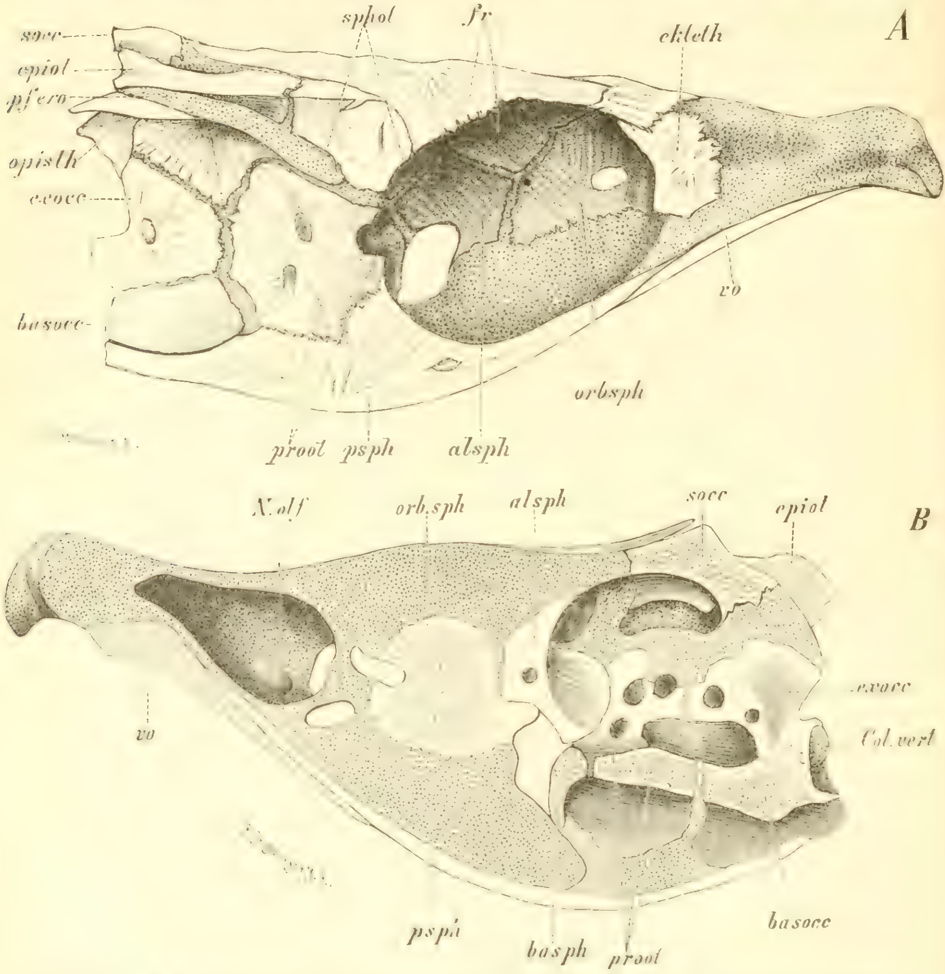


Fig. 79. **A** Kopfskelet von Salmo fario nach Entfernung des äusseren Knochenbelags, rechte Seite. **B** Medianschnitt durch dasselbe. Die Knochentheile sind fein punktirt. *vo* Vomer, *psph* Parasphenoid, *fr* Frontale, *ekteth* Ektoethmoid, *socc* Supraoccipitale, *exocc* Exoccipitale, *basocc* Basioccipitale, *Col vert* Verbindungsstelle mit der Wirbelsäule, *basph* Basisphenoid, *orbsph* Orbitosphenoid, *alsph* Alisphenoid, *epiot* Epioticum, *ptero* Pteroticum, *opisth* Opisthoticum, *proot* Prooticum, *sphot* Sphenoticum, *N.olf* Canal für den N. olfactorius.

tralen Verlängerung der Kiemendeckelfalte entwickelt sich eine grosse Zahl von Kiemenhaut- oder Branchiostegalstrahlen. Nach vorne stösst der Kiemendeckel an eine aus drei Gliedstücken, dem Hyomandibulare, Symplecticum und Quadratum bestehende Knochenkette, welche als Aufhängeapparat für den Unterkiefer dient (Fig. 78 hyom. sympl. Quad.). Letzterer besteht aus dem Meckel-

schen Knorpel und dann noch aus mehreren Knochenstücken, wovon das grösste Dentale (dent) genannt wird; die andern heissen Articulare (art), Angulare und Coronoideum. Die beiden letzteren können auch fehlen.

B. Dipnoi.

Diese Thiergruppe nimmt in Hinsicht auf ihre Schädelbildung eine Mittelstellung ein zwischen den Chimären, Ganoiden und Teleostiern einer-, sowie den Amphibien andrerseits. Dazu kommen aber gewisse Besonderheiten, welche weder nach dieser, noch nach jener Seite hin einen directen Anschluss erlauben. Jedenfalls ist das Alter der Dipnoi ein sehr hohes, denn sie finden sich schon in der Trias und in der Kohle; ja sie haben auch schon im Devon und möglicherweise schon im Silur existirt.

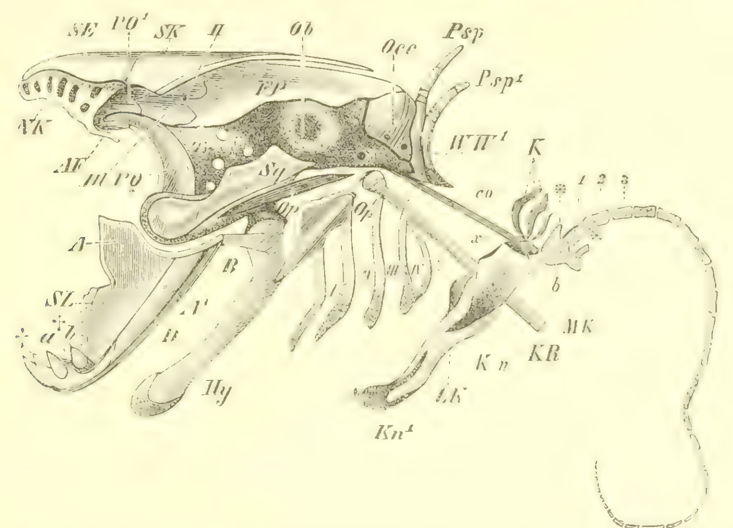


Fig. 80. Kopfskelet, Schultergürtel und vordere Extremität von Protopterus. *W*, *W*¹ in das Kopfskelet einbezogene Wirbelkörper mit ihren Processus spinosi (*Psp*, *Psp*¹), *Occ* Supraoccipitale mit den Hypoglossuslöchern, *Ob* Ohrblase. *Tr* Trabekel mit den Oeffnungen für den Trigeminus und Facialis, *FP* Fronto-Parietale. *Ht* häutige Fontanelle, vom Opticusloch (*II*) durchbohrt, *SK* Sehnenknochen, *SE* Supra-Ethmoid, *NK* knorpelige Nasenkapsel, *AF* Antorbitalfortsatz (der Labialknorpel, welcher eine ähnliche Lage und Richtung hat, ist nicht eingezeichnet), *PQ* Palato-Quadratum, welches bei *PQ*¹ mit dem der andern Seite convergirt, *Sq* Squamosum, das Quadratum bedeckend, *AA* Articulare, durch ein fibröses Band (*B*) mit dem Hyoid (*Hy*) verbunden, *D* Dentale externum, †† frei zu Tage liegender, in Prominenzen auswachsender Meckel'scher Knorpel, *SL* Schmelzleiste, *a*, *b* zwei Zähne, *Op*, *Op*¹ rudimentäre Opercularknochen, *I—VI* die fünf Branchialbogen, *KR* Kopfrippe, *LK*, *MK* laterale und mediale, den Schulterknorpel (*Kn*, *Kn*¹) einscheidende Knochenlamelle, *co* fibröses Band, welches das obere Ende des Schulterbogens mit dem Schädel verbindet, *x* Gelenkkopf des Schultergürtels, mit welchem das Basalglied (*b*) der freien Extremität articulirt, ** rudimentäre Seitenstrahlen (biserialer Typus) desselben, 1, 2, 3 die drei nächsten Glieder der freien Extremität.

Der primordiale Knorpelschädel erhält sich entweder ganz (Ceratodus) oder doch in grösster Ausdehnung (Protopterus[1]), Lepidosiren). Die perichondral entwickelten Knochen sind lange nicht so zahlreich wie bei den Ganoiden.

[1]) In diesem Fall treten oben die Frontoparietalia, unten das Parasphenoid ergänzend in die Lücke ein.

Die Schädelhöhle erstreckt sich zwischen beiden Orbitae hindurch bis zur Regio ethmoidalis, wo sich eine grösstentheils knorpelige Lamina cribrosa befindet.

Der nach aussen mit einem Squamosum (Fig. 80 *Sq*) belegte Quadratknorpel ist mit dem Chondrocranium zu einem Gusse verschmolzen, und auch die Verbindung der mit ihrem Gegenstück nach vorne zu unter der Schädelbasis zusammenstossenden Palatoquadrat-Spange mit dem Cranium ist eine sehr innige (Fig. 80 *PQ*).

Die gitterartig durchbrochenen, hyalinknorpeligen Nasenkapseln[1]) liegen dorsal rechts und links von der Schnauzenspitze direct unter der äusseren Haut (*NK*). Nach hinten öffnet sich das Cavum nasale durch Choanen, ein Verhalten, welches von nun an alle über den Dipnoërn stehenden Wirbelthiere charakterisirt.

Die Lippenknorpel sind in directem Zusammenhang mit der knorpeligen Nasenscheidewand, sie entsprechen den Lippenknorpeln der Selachier und den vordersten Knorpelpartien am Cranium der Urodelenlarven.

Der Occipitalabschnitt des Schädels, an welchem sich, wie schon oben erwähnt, den ersten Wirbeln (*W*, *W*[1]) gegenüber ein Assimilationsprocess abspielt, ist mit der Wirbelsäule durchaus fest und unbeweglich verwachsen.

Erwähnenswerth sind die mit scharfen Messern vergleichbaren, von Email überzogenen Zähne, worüber in dem Capitel über die Zähne Genaueres zu ersehen ist. Spuren eines Vomers sind vorhanden (C. Röse).

Kiemendeckel sowie Kiemenstrahlen sind in schwachen Spuren vorhanden, und die hyalinknorpeligen Branchialbögen machen einen sehr rudimentären Eindruck.

An dem kräftigen Unterkiefer unterscheidet man ein Articulare, Dentale, Angulare und Operculare. Nach vorne vom Dentale liegt der Meckel'sche Knorpel eine Strecke weit frei zu Tage (Fig. 80). Die Zahnplatte im Unterkiefer der Dipnoër entspricht dem Operculare der Urodelen.

Die Kenntniss der Entwicklungsgeschichte des Dipnoër-Kopfes wäre von hohem Interesse, und sie würde wohl Manches klar legen, was uns bis jetzt noch räthselhaft erscheint, wie z. B. die als „Kopf-Rippen" bezeichneten Spangen (Fig. 80, *KR*).

C. Amphibien.

Urodelen. Das Kopfskelet der geschwänzten Amphibien (vergl. meine im Literaturverzeichniss figurirende Monographie des Kopfskelets der Urodelen) unterscheidet sich von dem der Fische hauptsächlich durch negative Charaktere, nämlich einerseits durch geringere Entwicklung der knorpeligen Theile, andrerseits durch eine viel geringere Zahl von Knochen. Kurz, es tritt uns überall ein viel einfacherer Bauplan entgegen. Letzteres gilt namentlich für das Larvenstadium (Fig. 81), wo der Knorpelschädel noch eine sehr grosse Rolle spielt, und wo die von uns oben für den Wirbelthierschädel im Allgemeinen aufgestellte Eintheilung in eine Regio auditiva, nasalis und orbitalis aufs deutlichste zu Tage tritt.

[1]) Eine vorzügliche Darstellung der Naso-ethmoidal-Gegend von Protopterus verdanken wir C. Röse (vgl. dessen im Literaturverzeichniss über die Zähne aufgeführte Arbeit).

Die in der ventralen und dorsalen Mittellinie (Fig. 81—83 *Osp* und *Bp*) durch eine basi- und supraoccipitale Knorpelcommissur verbundenen und später in der Regel stark verknöchernden (der Ossificationsprocess geht von verschiedenen Centren aus) Ohrkapseln (*OB*) zeigen uns eine, den Fischen gegenüber neue und sehr wichtige Einrichtung, nämlich eine nach aussen und abwärts schauende Oeffnung, die Fenestra ovalis (Fig. 81, 82 *Fov*). Sie wird von einem durch Bandmassen oder auch durch Knorpel (Amphiuma, Cryptobranchus, Ranodon) an das Quadratum (Ligamentum suspensorio-stapediale) befestigten Knorpeldeckel, dem sog. Stapes („Operculum") (*St*), verschlossen und wird uns bei der Anatomie des Gehör-Organs wieder beschäftigen[1]). Die halbcirkelförmigen Gänge springen häufig als starke Wülste hervor.

An der ventralen Circumferenz des Hinterhauptloches entwickeln sich zwei, für alle Amphibien charakteristische, Gelenkhöcker zur Verbindung mit dem ersten Wirbel (Fig. 81—83 *Cocc*). Ein Occipitale superius und basale fehlt allen recenten Amphibien.

Die grossen, zeitlebens aus viel Knorpelmasse bestehenden Nasenkapseln (Fig. 81 *Na*) hängen mit den Ohrblasen durch die schlanken, die Seitenwände des Schädels bildenden Trabekel[2]) (*Tr*) zusammen, und zwischen diesen liegt ein weiter Hohlraum, welcher dorsalwärts von dem Os frontale und parietale (Fig. 82 *F, P*), ventralwärts aber von dem zuweilen mit bürstenartigen Zähnen besetzten Parasphenoid (Fig. 81, 83 und 85 *Ps*) abgeschlossen wird. Nach vorne von letzterem liegt der die hinteren Nasenlöcher (Fig. 81 und 83 *Ch*) begrenzende Vomer (*Vo*), und mit diesem ist bei ausgewachsenen Thieren die schlanke, an der Ventralfläche des Parasphenoids sich hinziehende Spange des Palatinum (Fig. 83 *Vop*) verwachsen. Diese Verhältnisse sind erst secundär erworben, denn im Larvenstadium existirt noch eine typische Palato-Quadrat- oder Pterygo-Palatinspange (Fig. 81 *Pt, Ptc, Pl*). Allein letztere besitzt später eine wesentlich andere Richtung, wie ein Vergleich der Fig. 81 und 83 zeigt[3]).

Das Quadratum der meisten Urodelen zeigt vier typische Fortsätze: 1) den Processus oticus zur Verbindung mit dem Boden der Ohrkapsel, 2) die als „Pediculus", „Stiel" oder Palatobasalfortsatz bezeichnete Verbindung mit dem Boden der Ohrkapsel, nahe dem

[1]) Die Anlage der Capsula auditiva von Rana und Siredon pisciformis zeigt längere Zeit an der betreffenden Stelle ein Loch. Dieses wird zunächst durch Bindegewebe verschlossen, und in diesem tritt später Knorpel auf. So entsteht die Stapesplatte selbständig, d. h. ohne jegliches Zuthun von Seiten des Hyoidbogens resp. einer Hyomandibula (Killian).

Das knorpelige Nasendach entsteht bei Tritonen selbständig, rückt nach hinten auswachsend allmählich zum Processus antorbitalis s. Cartilago palatina herab und verschmilzt damit, jedoch so, dass eine Durchtrittsöffnung für den Ramus I. Trigemini ausgespart wird.

Bei Anuren kommt es nicht nur an der Decke der Nasenhöhle, sondern auch hinter der Choane zu selbständigen Knorpelbildungen. Die letzteren entsprechen dem Antorbitalfortsatz der Urodelen (E. Gaupp).

[2]) Die Trabekel verknöchern mehr oder weniger vollständig und werden dann als Ali- und Orbitosphenoid bezeichnet (Fig. 82, 83 *As, Os*).

[3]) Bei den Gymnophionen persistirt die ursprüngliche Richtung, indem hier die Knochen des Oberkiefers und diejenigen des Gaumens zwei regelmässige, concentrisch angeordnete, das Parasphenoid umsäumende Bogen darstellen.

vorderen Ende derselben, 3) den Processus ascendens, der sich vor der Ohrkapsel mit der Schädelseitenwand verbindet, und 4) den Pro-

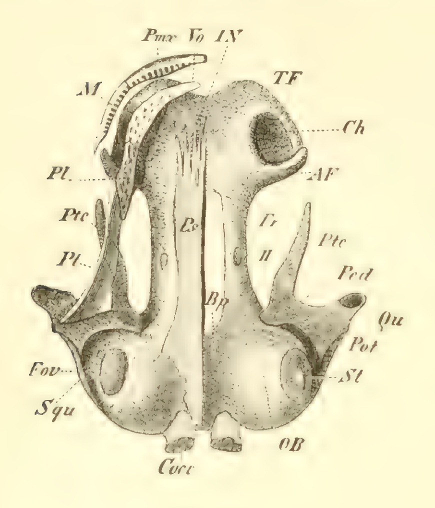


Fig. 81.

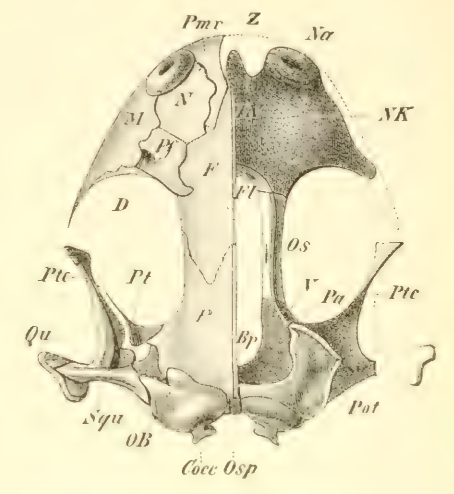


Fig. 82.

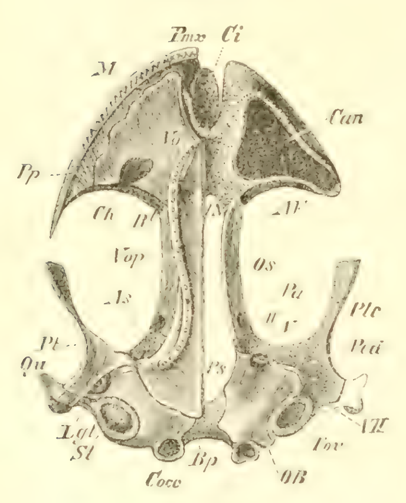


Fig. 83.

Fig. 81. Schädel eines jungen Axolotls (Ventralansicht).

Fig. 82. Schädel von Salamandra atra. (Erwachsenes Thier, Dorsalansicht).

Fig. 83. Schädel von Salamandra atra. (Erwachsenes Thier, Ventralansicht). *Tr* Trabekel, *OB* Ohrblasen, *Fov* Fenestra ovalis, welche auf der einen Seite vom Stapes (*St*) verschlossen dargestellt ist, *Lgt* Bandapparat zwischen letzterem und dem Suspensorium des Unterkiefers, *Cocc* Condyli occipitales, *Bp* knorpelige Basilarplatte zwischen den beiden Ohrblasen, *Osp* dorsale Spange des Occipitalknorpels, *IN* Internasalplatte, welche seitlich zu den die Choane begrenzenden Fortsätzen (*TF* und *AF*) auswächst, *NK* Nasenkapsel, *Can* Cavum nasale, *Na* äussere Nasenöffnung, *Fl* Durchtrittsöffnung für den Riechnerven, *Z* Zungenartiger Knorpelauswuchs der Internasalplatte, welcher als Dach für das Cavum internasale (*Ci*) fungirt (Fig. 83). *Qu* Quadratum, *Ptc* knorpeliges Pterygoid, *Pot* Processus oticus-, *Ped* Pediculus-, *Pa* Proc. ascendens des Quadratum, *Ps* Parasphenoid, *Pt* knöchernes Pterygoid, *Vo* Vomer, *Pl* Palatinum, *Pp* Gaumenfortsatz desselben, *Vop* Vomero-palatinum, *Pmx* Praemaxillare, *M* Maxillare, *Os* Orbito- und *As* Alisphenoid, *N* Nasale, *Pf* Praefrontale, bei *D* vom Thränen-Nasengang durchbohrt, *F*, *P* Frontale und Parietale, *Squ* Squamosum, *II* Opticus, *V* Trigeminus-, *VII* Facialisloch, *Rt* Eintrittsstelle des Ramus nasalis Trigemini in die Nasenkapsel. NB. Auf Fig. 83 befindet sich rechterseits zwischen dem Condylus occipitalis und der Ohrblase fälschlicher Weise eine Trennungslinie. Links sind die Verhältnisse richtig dargestellt.

cessus pterygoideus, der vom Vorderrand des Quadratums aus in horizontaler Lage nach vorn zieht. Zwischen dem Processus ascendens und der Schädelseitenwand zieht der erste Trigeminus nach vorn, während

der zweite und dritte Trigeminus hinter ihm hinweg nach aussen verläuft. Der Processus pterygoideus entsteht erst spät, d. h. erst, nachdem die drei anderen Fortsätze gebildet sind, und auch erst lange nachdem das knöcherne Pterygoid bereits entstanden ist. Aehnlich verhält es sich mit dem Quadratum der Anuren; auch hier ist die knorpelige Pterygoidspange, welcher ein Fortsatz von der Nasenkapsel entgegenwächst, eine secundäre, ontogenetisch erst spät entstehende Bildung. Dieselbe hat mit dem „Subocularbogen" des Larvenstadiums nichts zu schaffen, denn letzterer ist nur von transitorischer Bedeutung (E. GAUPP).

Die Lamina cribrosa ist entweder knorpelig, wie z. B. bei Salamandra, oder häutig, wie bei den meisten Salamandrinen (z. B. Triton). Wieder in anderen Fällen (Salamandrina perspicillata, Proteus u. a.) wird der vordere Abschluss der Schädelhöhle durch besondere Modificationen der Stirnbeine zu Stande gebracht[1]).

Nach aussen vom Vomer liegt der Oberkiefer (Fig. 81—83 *M*) und nach vorne der, in der Regel eine Höhle einschliessende oder wenigstens begrenzende Zwischenkiefer (*Pmx*). Dieser zieht sich auf die Dorsalfläche des Schädels herauf und stösst hier nach hinten an das Nasale, auf welches weiterhin das Praefrontale folgt (Fig. 82 *N*, *Pf*)[2]).

Der Suspensorialapparat des Unterkiefers, in welchem auch in der Embryonalzeit kein Hyomandibulare und Symplecticum mehr zur Entwicklung kommt, ist ungleich einfacher gebaut als bei Fischen. Er besteht nur aus dem Quadratum, welches secundär mit dem Schädel verwächst und an dessen Aussenfläche sich ein Deckknochen, das Squamosum, entwickelt (Fig. 81—83 *Qu*, *Squ*).

Ueber das Visceralskelet s. später.

Zu besonders kräftiger Entwicklung gelangt das derbe Schädelgerüst von Tylototriton verrucosus. Dies ist auch das einzige geschwänzte Amphibium, bei welchem, wie H. RIESE gezeigt hat, das Quadratum durch Entsendung eines Fortsatzes mit dem Oberkiefer einen geschlossenen knöchernen Bogen erzeugt (Bei Anuren kommt ein solcher durch das einen besonderen Knochen repräsentirende Quadrato-Jugale zu Stande.) Auch zwischen Maxilla und der vorderen Spitze des Pterygoids kommt es zu Fortsatzbildungen, die sich eng aneinander lagern. (Verwandtschaftliche Beziehungen zu Salamandrina perspicillata sind nicht zu verkennen.)

Der durch einen ungemein derben und soliden Charakter sich auszeichnende Schädel der **Gymnophionen** unterscheidet sich von demjenigen der Urodelen wesentlich durch eine ausgedehnte Verknöcherung der bei den letzteren knorpelig bleibenden Partien, bezw. durch eine Verschmelzung des knorpeligen Primordialschädels, des Parasphenoids und des Petroso-occipitale zu einem einzigen grossen Basalknochen.[3]) Dazu kommt

---

[1]) Bezüglich des in seiner Configuration manche Eigenthümlichkeiten darbietenden Primordialschädels von Amphiuma-Larven verweise ich auf die interessante Arbeit von J. S. KINGSLEY.

[2]) Bei Ellipsoglossa naevia und Ranodon sibiricus findet sich neben dem Praefrontale noch ein eigentliches Lacrimale; ähnlich verhalten sich die Stegocephalen. Bei den übrigen Urodelen scheint das Lacrimale verloren gegangen zu sein.

[3]) Der Knochen, welcher bei Epicrium glutinosum seitlich an der Nasenkapsel liegt, und welchen ich früher (Anat. d. Gymnophionen) als Nasale laterale

ein wohl entwickeltes Ethmoid, wie es sich erst wieder in ähnlicher Form bei Anuren findet; endlich ist noch zu erwähnen der in einem späteren Capitel (Geruchsorgan) genauer zu erörternde, sehr complicirte Bau der Nasenhöhle.

Alles in Allem erwogen, muss man dem Gymnophionenschädel eine eigene Stellung zuerkennen, und jeden Versuch, ihn von demjenigen der heutigen Urodelen ableiten zu wollen, für einen missglückten bezeichnen. (Vgl. meine Monographie des Gymnophionenschädels.)

In früheren Erdperioden zeigte sich der Schädel der geschwänzten Amphibien, wie z. B. derjenige der Stegocephalen, Labyrinthodonten und Ganocephalen, von einer viel grösseren Menge von festen und starken Knochenschildern überzogen, und allgemein verbreitet war ein zur Zirbel resp. zu dem Parietalauge in Verbindung stehendes Loch in der Parietalnaht, ganz ähnlich, wie es unsere heutigen Lacertilier besitzen. Fig. 84 (vgl. das Reptiliengehirn)[1]).

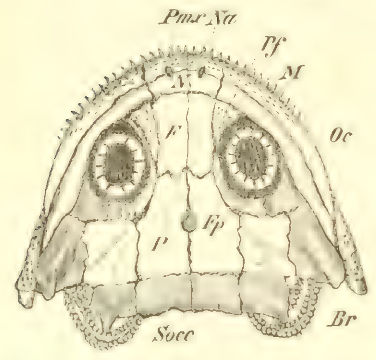


Fig. 84. Restaurirter Stegosaurierschädel aus der böhmischen Gaskohle nach Fritsch. *Pmx* Praemaxilla, *M* Maxilla, *N* Nasale, *Na* Nasenloch, *F* Frontale, *Pf* Praefrontale, *P* Parietale, *Fp* Foramen parietale, *Socc* Supraoccipitale, *Br* Kiemenapparat, *Oc* knöcherner Scleralring.

In der Circumferenz der Orbita trifft man häufig einen knöchernen Scleralring, wie ihn auch Ichthyosaurus besass, und wie er den heutigen Vögeln und einem Theil der Reptilien zukommt. Wenn man den an die Knochenganoiden erinnernden Reichthum von Kopfknochen der untergegangenen Amphibiengeschlechter, sowie ihre oft ins Ungeheuerliche gehenden Dimensionen (es kommen solche mit Schädeln von mehr als einem Meter Länge vor) erwägt, so sieht man sich gezwungen, wie wir dies auch von den heute lebenden Reptilien schon constatiren konnten, die heutigen Amphibien nur als schwache Ausläufer einer einst viel reicher entwickelten Thiergruppe aufzufassen. Von einer directen Ableitung der heutigen Amphibien von denjenigen der Kohlen- resp. der Permformation kann keine Rede sein.

Anuren. Der Schädel der ungeschwänzten Batrachier zeigt auf den ersten Blick sehr viel Uebereinstimmendes mit dem der heutigen Urodelen, allein er hat eine wesentlich andere, viel complicirtere

bezeichnet habe, wird von den beiden Sarasin als Turbinale im Sinne der Amnioten bezeichnet und mit dem Turbinale (Dugès) oder Lacrimale (Born) der Anuren in Parallele gestellt.

Wenn diese Auffassung richtig ist, so würde die untere Muschel der Amnioten als ein ursprünglich an der äusseren Schädelfläche liegender Deckknochen, der erst secundär ins Innere der Nasenhöhle verlegt wurde, zu betrachten sein (Sarasin).

Das Postfrontale ist dem Postfrontale der Stegocephalen und Reptilien, nicht aber einem Sclerotical-Ring, als welchen ich es früher auffasste, homolog. Es handelt sich nur um einen Halbmond, nicht aber um einen ganz geschlossenen Ring.

Mein „Squamosum" ist kein solches, sondern ein Jugale. Letzteres ist bei den Urodelen nur durch einen Bindegewebsstrang repräsentirt.

[1]) Dass das Parietalauge bei den Stegocephalen noch functionirte, beweist der Schädel des Anthracosaurus raniceps, wo das Foramen parietale von der den übrigen Schädel bedeckenden Schuppenhaut nicht überzogen wird, wo es also ebenso offen lag wie die Orbitae (Credner).

Entwicklung durchzumachen und lässt sich somit keineswegs direct von letzterem ableiten. Dies beweist, dass die gemeinsame Urform in sehr weit zurückliegenden geologischen Perioden gesucht werden muss.

Im Larvenstadium[1]) ist ein von Lippenknorpeln und Hornzähnen gestützter Saugmund vorhanden; was aber viel wichtiger ist, das ist die Anlage einer knorpelig-häutigen Paukenhöhle (Cavum tympani), welche nach aussen durch ein Trommelfell (Membrana tympani) abgeschlossen wird, während sie nach innen durch die Ohrtrompete (Tuba Eustachii) mit der Mundhöhle communicirt (vergl. das Gehörorgan).

Mit Ausnahme einiger kleiner Stellen auf seiner Dorsalseite, entsteht der gesammte Anurenschädel als eine einheitliche Knorpelmasse, und in Folge dessen legt sich auch die ganze Ethmoidalregion knorpelig an. An der Durchtrittsstelle der Riechnerven kommt es zu einer gürtelförmigen Ossificationszone (Os en ceinture, Cuvier), welche für den Anurenschädel typisch ist. Uebrigens zeigen auch die Gymnophionen in diesem Punkte ähnliche Verhältnisse.

Fig. 85. Schädel von Rana esculenta, ventrale Ansicht. Nach Ecker. Auf der einen Seite sind die Deckknochen entfernt. *Cocc* Condyli occipitales, *Olat* Occipitale laterale, *GK* Gehörkapsel, *Qu* Quadratum, *Qjg* Quadrato-Jugale, *Pro* Prooticum, *Ps* Parasphenoid, *As* Alisphenoid, *Pt* knöchernes Pterygoid, *PP* Palato-Quadratum, *FP* Fronto-Parietale, *E* Ethmoid (Os en ceinture), *Pal* Palatinum, *Vo* Vomer, *M* Maxilla, *Pmx* Praemaxillare, *NN*[1] knorpeliges Nasengerüst, von welchem sich die sogen. Wiedersheim'schen Knorpel *WK* gegen das Praemaxillare hinziehen, *II*, *V*, *VI*, Austrittsöffnung des N. opticus, Trigeminus und Abducens.

Die Knochen des erwachsenen Schädels sind nicht so zahlreich wie bei Urodelen, da die Stirn- und Scheitelbeine in der Regel jederseits zu einer einzigen Knochenplatte, einem Fronto-Parietale, zusammenfliessen.

Die Oberkieferspangen wachsen viel weiter nach hinten aus als bei Urodelen und verbinden sich durch ein kleines Mittelstück (Quadrato-Jugale) mit dem Suspensorialapparat des Unterkiefers (Fig. 85 *Qjg*). Ueber die formellen Verhältnisse der die Mundhöhle begrenzenden Knochen vergl. Fig. 85.

Das **Visceralskelet der Amphibien** unterliegt, abgesehen vom Unterkiefer, zahlreichen Variationen; doch haben wir uns die Grundform, wie sie uns im Larvenstadium (Fig. 86 A) entgegentritt, als aus fünf Spangenpaaren bestehend zu denken. Das vorderste Paar besteht aus dem in zwei Stücke (Fig. 86 A *HpH*, *KeH*) zerfallenden Hyoidbogen, und darauf folgen nach hinten vier ächte Kiemen-

[1]) Vergl. die Aufsätze von W. K. Parker und F. E. Schulze, sowie namentlich die überaus fleissige und zuverlässige Arbeit von E. Gaupp.

bögen, welche sich ebenfalls in je zwei Stücke (*Kebr I, II, Epbr I, II*) gliedern. Die zwei letzten, viel kleineren Stücke sind eingliederig (*Epbr III, IV*). Alle die genannten Bogenpaare werden in der Mittellinie durch ein einfaches oder zweigliederiges Copularstück verbunden (Fig. 86 A *Bbr I* und *Bbr II*). Nach Ablauf des Larven-

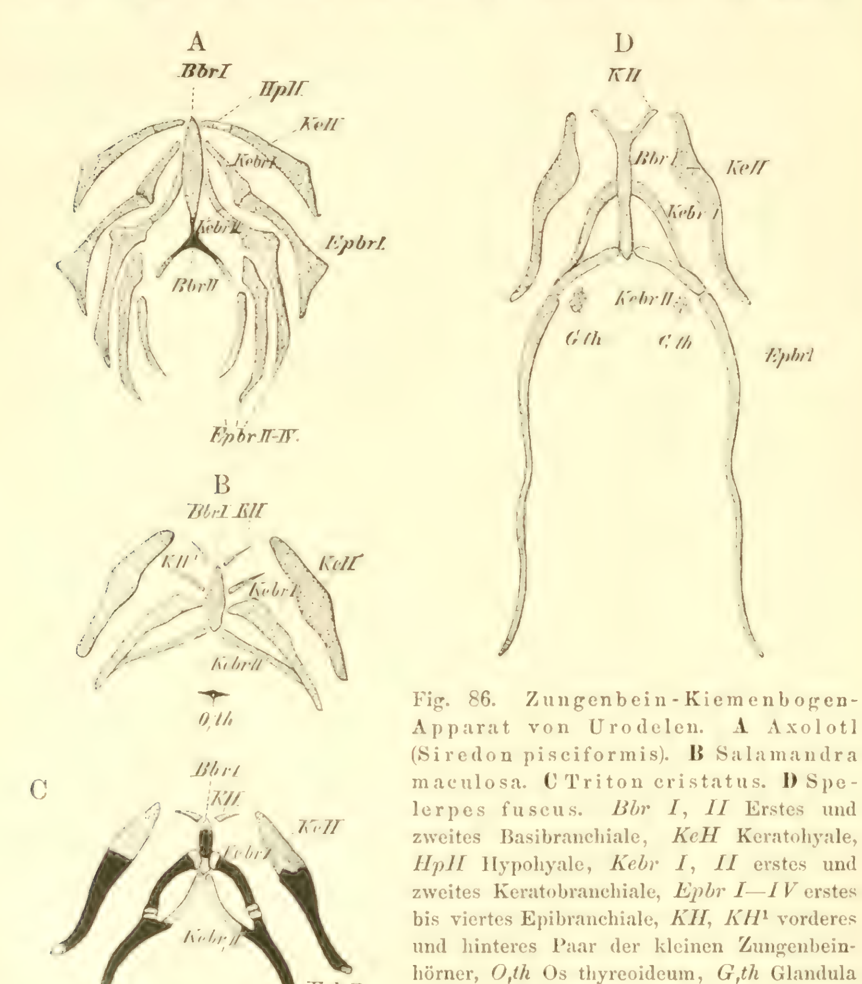


Fig. 86. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von Urodelen. **A** Axolotl (Siredon pisciformis). **B** Salamandra maculosa. **C** Triton cristatus. **D** Spelerpes fuscus. *Bbr I*, *II* Erstes und zweites Basibranchiale, *KeH* Keratohyale, *HpH* Hypohyale, *Kebr I*, *II* erstes und zweites Keratobranchiale, *Epbr I—IV* erstes bis viertes Epibranchiale, *KH*, *KH*[1] vorderes und hinteres Paar der kleinen Zungenbeinhörner, *O,th* Os thyreoideum, *G,th* Glandula thyreoidea.

stadiums, d. h. der Kiemenathmung, schwinden die zwei hintersten Bogenpaare ganz, während die vorderen nach Lage und Form Veränderungen eingehen und mehr oder weniger stark verknöchern (Fig. 86 B, C)[1]).

[1]) Bei Gymnophionen finden sich mehr oder weniger deutliche Reste eines fünften Bogens, welche mit dem vierten z. Th. verschmolzen sein können. Aehnliches scheint nach J. S. Kingsley in frühen Embryonalstadien von Amblystoma Jeffersonianum, wo sich das obere und hintere Ende des vierten Epibranchiale gabelig gespalten zeigt, vorzukommen.

Bei der Gattung Spelerpes, die eine Schleuderzunge besitzt, wächst das laterale (dorsale) Stück des ersten ächten Kiemenbogens, das sog. Epibranchiale I, zu einem langen Knorpelfaden aus, der sich weit unter der Rückenhaut hin erstreckt (Fig. 86 D) (Wiedersheim).

Der Hyoid- und Branchialapparat erfährt bei Anuren eine bedeutende Rückbildung, und über das Verbleiben des Hyomandibulare lässt sich so wenig als bei Urodelen etwas aussagen. Während Vieles von dem Kiemenbogenapparat schwindet, fliessen die basalen Theile zu einer breiten, am Boden der Mundhöhle liegenden, knorpelig-knöchernen Platte zusammen. Die daran befindlichen Fortsätze entsprechen theils dem Hyoidbogen, dessen proximales Ende sich aussen an der Ohrkapsel befestigt, theils dem ersten bis vierten Kiemenbogen. Bezüglich der einzelnen Details verweise ich auf die Fig. 87.

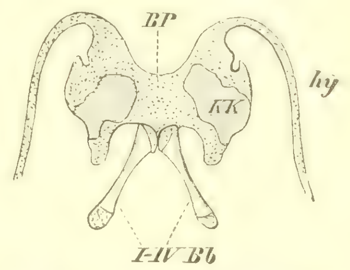


Fig. 87. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von Bombinator igneus. *BP* Basalplatte mit Kalkknorpel *KK*, *hy* Hyoid, *I—IV Bb* erster bis vierter Branchialbogen.

Auch die der Kohlenperiode angehörigen Stegocephalen besassen bereits dieselbe Kiemenbogenzahl, wie die heutigen Urodelenlarven, und es ist von Interesse, nachweisen zu können, dass auch jene schon eine Metamorphose durchliefen, d. h. dass sie es schon zur Lungenathmung brachten. Dies gilt z. B. für Branchiosaurus. Erst nach der Metamorphose kam es dann vollends zur vollkommenen Herausbildung des charakteristischen Hautpanzers, von dem die Larve nur die erste Anlage besass.

D. Reptilien.

Während zwischen dem Kopfskelet der heutigen Reptilien und Amphibien eine tiefe Kluft besteht, lassen sich bei gewissen untergegangenen Reptilien- und Amphibiengeschlechtern Anknüpfungspunkte nicht verkennen. Es handelt sich dabei einerseits um die durch sehr primitive Charaktere ausgezeichnete Palaeohatteria, sowie um die Stegocephalen andrerseits.

Credner lässt sich hierüber folgendermassen vernehmen: die Schädeldecke von Palaeohatteria verleugnet zwar gewisse Beziehungen zu derjenigen der Stegocephalen nicht, wird aber, abweichend von dem geschlossenen Dache der letzteren, ausser durch die Augenhöhlen, Nasenlöcher und das Foramen parietale, noch durch je ein oberes und unteres Schläfenloch unterbrochen, welche rings von drei Knochenbrücken, einem verticalen und zwei horizontalen Bogen umrahmt werden. Diese schmalen Brücken und die zwischen ihnen sich öffnenden Lücken resultiren dadurch, dass die bei den Stegocephalen zum dicht schliessenden Dache der Schläfengegenden ausgebreiteten Squamosa, Supratemporalia und Jugalia an Flächenausdehnung verlieren und zu schmalen Spangen werden. Von den Knochen der Schädelbasis tragen ausser den Kiefern nur noch die Vomera und Palatina Zähne.

Der knorpelige Primordialschädel der Reptilien wird, abgesehen von der Naso-Ethmoidalgegend, durch einen ausgedehnten, über das ganze Kopfskelet sich erstreckenden Verknöcherungsprocess zum grössten Theil zum Schwund gebracht. Nur bei Sauriern (zumal bei Hatteria) erhält er sich zuweilen noch in ziemlicher Ausdehnung; kurz, der Reptilienschädel macht im Grossen und Ganzen einen festen, starkknochigen, soliden Eindruck.

Die Schädelhöhle erstreckt sich bei Ophidiern und Amphisbänen interorbital bis nach vorne zur Ethmoidalgegend, bei Lacertiliern, Cheloniern und Crocodiliern dagegen, wo ein häutigknorpeliges, von dem Riechnerven durchzogenes Interorbitalseptum besteht, hört sie schon weit hinten auf (vergl. das Capitel über den Teleostierschädel, wo auf die hierbei in Betracht kommenden Grössenverhältnisse des Bulbus oculi verwiesen ist).

Der bei Fischen und Amphibien eine so grosse Rolle spielende Belegknochen am Dache der Mundhöhle, das Parasphenoid, beginnt zu verschwinden, und an seiner Stelle figurirt an der Basis cranii eine Längsreihe knorpelig präformirter Knochen, die man als Basioccipitale, Basi- und Praesphenoid unterscheiden kann. Im Gegensatz zu den Amphibien existirt zur Verbindung mit der Wirbelsäule nur ein einziger, unpaarer Gelenkkopf, der übrigens, genau genommen, aus drei Theilen hervorgegangen zu denken ist.

Im Bereich des Schädeldaches entwickelt sich ein reicher Knochen-Complex, welcher mit auflagernden Dermalknochen innig verschmolzen sein kann (Lacertilier). Die Trabecularmassen (Ali- und Orbitosphenoide) treten in postembryonaler Zeit sehr in den Hintergrund und werden wohl auch, wie z. B. bei Schlangen, z. Th. durch senkrecht absteigende Fortsätze der Stirn- und Scheitelbeine ersetzt.

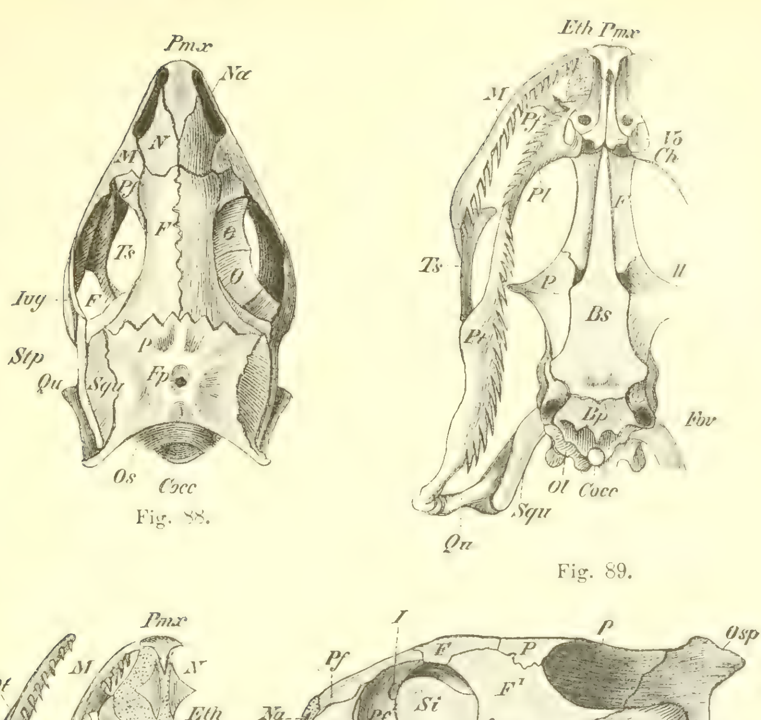
Die Scheitelbeine sind nur bei Schildkröten paarig, bei allen übrigen Reptilien dagegen in postembryonaler Zeit unpaar[1]). Das schon bei Besprechung der fossilen Amphibienschädel erwähnte Parietalloch (Fig. 88 *Fp*) findet sich bei zahlreichen Sauriern, wie z. B. bei Lacerta und Anguis.

Bezüglich der topographischen Beziehungen der verschiedenen Knochen zu einander verweise ich auf die Fign. 88—91. Man wird erkennen, dass sich hierin derselbe, uns von den Urodelen her schon bekannte Grundplan ausspricht. Neu hinzugetreten aber ist ein Postorbitale[2]) und ein das Scheitelbein mit dem Pterygoid verbindender, nach E. Gaupp dem Processus ascendens des Urodelen-Quadratums entsprechender schlanker Knochenstab, die sogenannte Columella, daher der Name „Kionokrane Saurier", und endlich ein Os transversum, welches sich wie ein Strebepfeiler zwischen dem Maxillare und Pterygoid ausspannt (Fig. 88—92 *Ts*).

Zu der Fenestra ovalis, der auch hier von mehreren Centra aus verknöchernden Gehörkapsel, ist bei den Reptilien noch eine Fenestra rotunda getreten, und in der Regel communicirt die Paukenhöhle durch eine Eustachische Röhre mit dem Cavum pharyngis. Als schallleitender Knochen dient die Columella

[1]) Letzteres gilt auch für die Stirnbeine mancher Saurier und aller Crocodilier.

[2]) Erwähnenswerth ist auch ein auf fossile Amphibienformen zurückweisender circumorbitaler Knochenring (Fig. 88 *O*, *O*).



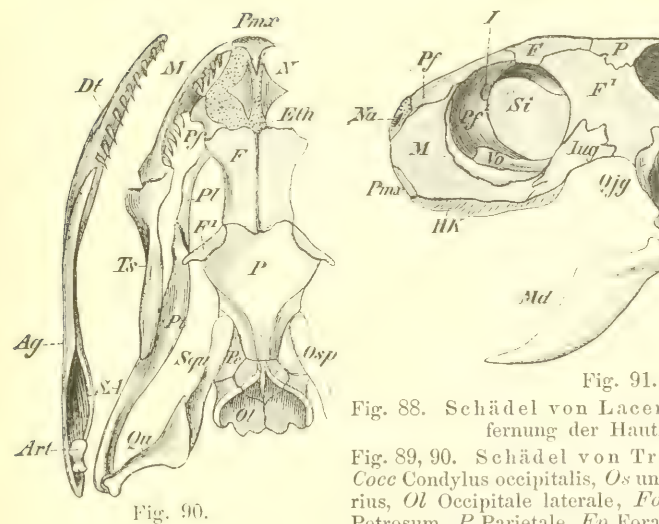


Fig. 88. Schädel von Lacerta agilis, nach Entfernung der Hautknochen.

Fig. 89, 90. Schädel von Tropidonotus natrix. *Cocc* Condylus occipitalis, *Os* und *Osp* Occipitale superius, *Ol* Occipitale laterale, *Fov* Fenestra ovalis, *Pe* Petrosum, *P* Parietale, *Fp* Foramen parietale, *F* Frontale, F^1 Postorbitale, *Pf* Praefrontale, *Eth* Ethmoid, *N* Nasale, *Pmx* Praemaxillare, *M* Maxillare, *O*, *O* knöcherner Orbitalring (nur auf einer Seite dargestellt), *Bp* Basioccipitale, *Bs* Basisphenoid, *Ch* Choane, *Vo* Vomer, *Pl* Palatinum, *Pt* Pterygoid, *Ts* Os transversum, *Qu* Quadratum, *Squ* Squamosum, *Stp* Supratemporale, *Iug* Jugale, *Art* Articulare, *Ag* Angulare, *SA* Supraangulare, *Dt* Dentale, *II* Opticusloch.

Fig. 91. Schädel einer jungen Emys europaea. Seitliche Ansicht. *Cocc* Condylus occipitalis, *Ol* Occipitale laterale, *Osp* Occipitale superius, welches hier einen Kamm erzeugt, *P* Parietale, *F* Frontale, F^1 Postfrontale, *Pf* Praefrontale, welches sich stark am vorderen Abschluss der Augenhöhle betheiligt, *I* Eintrittsöffnung des N. olfactorius in die Nasenhöhle, *Si* Septum interorbitale, *Na* äussere Nasenöffnung, *M* Maxillare, *Pmx* Praemaxillare, *HK* Hornscheiden, *Vo* Vomer, *Iug* Jugale, *Qjg* Quadrato-jugale, *Qu* Quadratum, *Mt* Membrana tympani, *Squ* Squamosum, *Bp* Knorpelnaht zwischen Basioccipitale und Basisphenoid, *Md* Mandibula.

auris, über deren morphologische Bedeutung die Acten noch nicht geschlossen sind[1]).

Der Suspensorialapparat des Unterkiefers besteht einzig und allein aus dem Quadratum, welches dem Schädel nur lose anliegen (Ophidier[2]), Lacertilier) oder fest mit ihm verbunden sein kann (Hatteria, Chelonier, Chamaeleonten, Crocodilier).

Die Bezahnung ist durchweg eine kräftigere; wie bei Amphibien, können ausser dem eigentlichen Kieferknochen (das Praemaxillare ist in der Regel unpaar) auch noch die Gaumen- und Flügelbeine Zähne tragen (Fig. 89 *Pl, Pt*). Bürstenartige Sphenoidalzähne kommen bei recenten Reptilien nicht mehr vor, und die Chelonier sind sogar ganz zahnlos. Ihre Kieferknochen sind an ihrer freien Kante mit starken Hornscheiden überzogen (vgl. das Cap. über die Zähne).

Nur Hatteria unter allen recenten Reptilien besitzt auch einen bezahnten Vomer; allein es handelt sich jederseits nur noch um einen einzigen Zahn. Darin liegt der Hinweis auf uralte Verhältnisse, wie sie sich auch im gesammten übrigen Skelet jenes Thieres aussprechen (G. Baur). Bei gewissen fossilen Formen, wie z. B. bei Champsosaurus (Dollo), war der ganze Gaumen hechelartig bezahnt.

Der Pterygo-Palatinbogen ist bei sämmtlichen Reptilien gut entwickelt; während er aber bei Ophidiern und Lacertiliern mehr oder weniger weit von der Basis cranii abgerückt und beweglich ist, erscheint er bei Cheloniern und noch viel mehr bei Crocodiliern derart basalwärts am Schädel gelagert, dass sich die Hälften beider Seiten ganz oder theilweise in der Mittellinie berühren. Indem nun auch noch die Gaumenfortsätze des Oberkiefers (Fig. 92 *M*) sich verbreitern und in der Mittellinie mit einander, beziehungsweise mit den Palatina (*Pl*) in Berührung treten, resultirt daraus — und dieser wichtige Vorgang tritt hier zum erstenmal am Wirbelthierschädel in die Erscheinung — ein von der eigentlichen (sphenoidalen) Schädelbasis sich abhebendes und diese von der Mundhöhle abschliessendes **zweites Dach** des Cavum oris. Der zwischen letzterem und der Basis cranii gelegene Hohlraum fällt in die Rückwärtsverlängerung der Nasenhöhle, welche dadurch schärfer von der Mundhöhle differenzirt erscheint und deren Choanen sich in Folge davon gewissermassen zu langen, erst weit hinten in der Regio basi-occipitalis ausmündenden Röhren ausdehnen. (Vergl. Fig. 92, 96 und 97.)

Bei Crocodiliern werden die Choanen-Oeffnungen von den Pterygoiden umschlossen, bei Cheloniern dagegen liegen sie noch vor denselben am Zusammenstoss des Vomers und der Palatina. Es sind also hier die Flügelbeine in die Begrenzung des Nasen-Rachenganges noch nicht mit einbezogen, was auch für die fossilen Stammväter der Crocodilier, für Belodon und Teleosaurus gilt.

---

[1]) Die Anlagerung der Columella auris an das obere Ende des Hyoidbogens ist erst secundär erworben, sie hat also genetisch mit letzterem nichts zu schaffen, und ist höchstwahrscheinlich eine selbständig entstandene Bildung (vergl. den Stapes der Amphibien).

[2]) Bei Schlangen (Fig. 89, 90 *Squ Qu*) ist es nur indirect, d. h. mittelst des Squamosum, mit dem Schädel verbunden. Dabei springt es weit nach hinten aus und bedingt, indem auch das Gelenkende des Unterkiefers entsprechend weit nach hinten reicht, eine sehr weite Mundspalte.

Im Bereich des Unterkiefers entsteht eine ganze Anzahl von Knochen, so z. B. ein Dentale, Angulare, Supraangulare, Articulare etc. (Fig. 90 *Dt*, *Ag*, *SA*, *Art*).

Der Branchialapparat spielt, entsprechend der ohne Kiemenathmung verlaufenden Entwicklung der Reptilien, keine grosse Rolle und bildet sich oft bis auf minimale Spuren zurück, so dass z. B. bei Schlangen nur noch die Hyoide — und auch diese nicht immer — übrig bleiben. Bei Schildkröten persistirt auch noch eine Copula, sowie der erste Kiemenbogen.

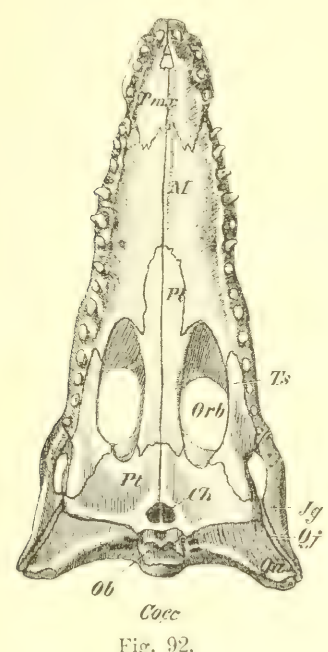


Fig. 92.

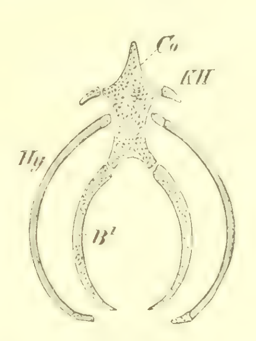


Fig. 93.

Fig. 92. Schädel eines jungen Crocodils, ventrale Ansicht. *Cocc* Condylus occipitalis, *Ob* Occipitale basilare, *Ch* Choanen, *Pt* Pterygoid, *Orb* Orbita, *Pl* Palatinum, *M* Processus palatinus des Maxillare, *Pmx* Praemaxillare, *Ts* Os transversum, *Ig* Jugale, *Qj* Quadrato-jugale, *Qu* Quadratum.

Fig. 93. Kiemenbogenapparat von Emys europaea. *Co* Copula, mit anhängenden kleinen Hörnern (*KH*), *Hy* Hyoid- und B^1 erster Kiemenbogen.

Das gigantische, der oberen Kreide Nordamerikas angehörige Dinosaurier-Geschlecht der Ceratopsidae besass eine Schädelgrösse (über zwei Meter in der Länge), wie sie, abgesehen von den Cetaceen, von keinem andern recenten oder fossilen Wirbelthier erreicht worden ist. Der Schädel trug an seinem scharf zugespitzten Vorderende einen scharfen, schneidenden Hornschnabel, ein Horn auf der Nase und zwei mächtige spitze, formell sehr variable Hörner auf der höchsten Kuppe seines Daches gerade oberhalb der Augenhöhle[1]). Der hintere, schirmdachartig über den Nacken vorspringende Schädelrand war mit einer Reihe spitzer Vorsprünge versehen. Diese wie auch alle Hörner besassen einen hornigen Ueberzug. An diesem leistenartigen, hauptsächlich von den Scheitel- und Schuppenbeinen gebildeten Vorsprung der hinteren Schädelpartie mögen sich einst mächtige, den Kopf festigende und bewegende Band- und Muskelmassen befunden haben.

Vor dem Praemaxillare lag noch ein besonderer Knochen, „Os rostrale“,

[1]) Die Stirnzapfen waren an ihrer Basis hohl und ähnelten auch in ihrer übrigen Structur denjenigen der Bovidae.

und diesem entsprach am Unterkiefer ein „Os praedentale“. Beide trugen den oben schon erwähnten, starken Hornschnabel, der demjenigen der heutigen Schildkröten ähnlich gewesen sein muss. Am Zusammenstoss der hinteren Stirnbeine mit den Parietalia liegt ein Loch, welches dem Foramen parietale der Echsen etc. entspricht. Bei jungen Exemplaren weit offen, schliesst es sich bei alten ganz oder fast ganz [1]).

Die Zähne standen (einreihig) nur im Maxillare und Dentale. Sie waren zweiwurzelig, und jeder Zahn sass in einer gut ausgebildeten Alveole.

Finger und Zehen waren an den Endphalangen mit kräftigen Hufen versehen. Der Atlas war mit dem Epistropheus zu einer Masse verwachsen. Die Haut trug einen Panzer von Dornen, Buckeln und Platten, die auf dem Rücken, im Nacken und in der Kehlgegend gesessen zu haben scheinen.

E. Vögel.

Wie ich oben schon auseinandergesetzt habe, steht der Vogelschädel in den nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen zu demjenigen der Reptilien, zumal zu dem der Lacertilier. Trotzdem bestehen zwischen beiden gewisse Unterschiede, die besonders hervorgehoben zu werden verdienen.

Vor Allem zeigt die Hirnkapsel, entsprechend dem auf höherer Stufe stehenden Gehirn, eine grössere Geräumigkeit. Die in schroffem Gegensatz zu den Reptilien eine zarte, spongiöse („pneumatische“) Structur besitzenden Knochen zeigen das Bestreben, unter Verstreichung der Nähte zu einer einheitlichen Masse zusammenzufliessen (Fig. 94 A, C).

Eine Ausnahme hiervon macht der Pinguinschädel, und auch der Straussenschädel weist in dieser Beziehung auf primitive Verhältnisse zurück. Die Archaeopteryx verhielt sich hierin schon wie die recenten Vögel [2]).

Der Condylus occipitalis liegt nicht mehr an der hinteren Circumferenz des Schädels, d. h. nicht mehr in der axialen Verlängerung der Wirbelsäule, sondern ist mehr nach abwärts und vorwärts an die Schädelbasis gerückt, sodass die Kopflängsaxe von der Axe der Wirbelsäule wie abgeknickt erscheint, ein Verhalten, das bei gewissen Säugern noch stärker hervortritt.

Die in der Trabecularzone liegenden Orbito- und Alisphenoide kommen zu besserer Entwicklung als bei Lacertiliern. Das Quadratum ist mit dem Cranium beweglich verbunden. Zwischen der zarten Pterygopalatinspange einer-, sowie dem unpaaren, inconstanten Vomer andrerseits können die mannigfachsten Verbindungen bis zum vollständigen Zusammenfluss existiren. Von einem Palatum durum im Sinne der Crocodilier kann, da die Palatinbögen mehr oder weniger weit in der Mittellinie von einander getrennt bleiben, keine Rede sein. Die Choanen liegen stets zwischen Vomer und Palatinum.

---

[1]) Die Ceratopsidae sind bis jetzt die einzigen Dinosaurier, bei denen jenes Loch nachgewiesen werden konnte. Es führt in einen weiten Hohlraum, der sich oberhalb des eigentlichen Cavum cranii in die Cavitäten der für die Hörner bestimmten Stirnzapfen hinein verlängert (vgl. auch die interessanten Befunde Marsh's an den Dinosauriern Claosaurus und Ceratosaurus).

[2]) Ueber die Entwicklung des Apteryx-Schädels vgl. die Arbeit von T. Jeffery Parker [Literaturverzeichniss (Allgem. Theil)].

Ueber die zarte Jochbrücke zwischen Maxilla und Quadratum, sowie über die Lagebeziehungen der übrigen Knochen zu einander vgl. die Fig. 94.

Was ich beim Reptilienschädel bezüglich der aus verschiedenen „otischen" Knochencentra zusammengesetzten Gehörkapsel gesagt habe, gilt auch

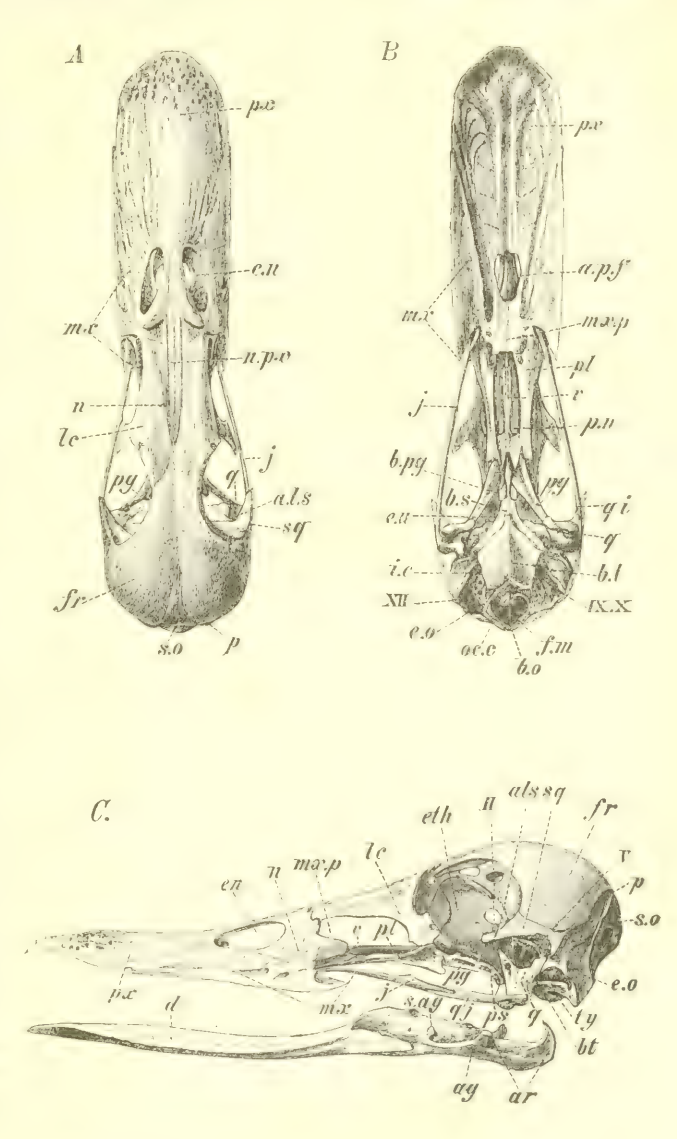


Fig. 94. Kopfskelet der Ente, **A** von oben, **B** von unten, **C** von der Seite. Nach einem Präparat von W. K. Parker. *als* Alisphenoid, *ag* Angulare, *ar* Articulare, *a.p.f* Foramen palatinum anterius, *b.t* Basitemporale, *b.o* Basioccipitale, *b.pg* Basipterygoid, *b.s* Basisphenoid, *d* Dentale, *e.n* Apertura nasalis externa, *eth* Ethmoid, *e.o* exoccipitale, *e.u* Oeffnung der Eustachischen Röhre, *fr* Frontale, *f.m* Foramen magnum, *i.c* Loch für die A. carotis interna, *j* Jugale, *lc* Lacrimale, *mxp* Processus palatinus ossis maxillae, *mx* Maxilla, *n* Nasale, *n.px* Processus nasalis ossis praemaxillaris, *px* Praemaxillare, *p* Parietale, *p.s* Praesphenoid, *pg* Pterygoid, *pl* Palatinum, *p.n* Apertura nasalis posterior (Choanen), *q* Quadratum, *qj* Quadratojugale, *sq* Squamosum, *s.o* Supraoccipitale, *ty* Cavum, tympani, *v* Vomer, *II* Oeffnung für den N. opticus, *V*, *IX*, *X*, *XII* desgleichen für den Trigeminus, Glossopharyngeus, Vagus und Hypoglossus.

hier, und ebenso verhält es sich mit den Fenstern der Paukenhöhle und den Eustachischen Röhren, nur dass die beiden letzteren durch eine gemeinsame Oeffnung am Schädelgrund ausmünden. Inwieweit der Stapes resp. die Columella mit dem schallleitenden Apparat der Reptilien homologisirbar ist, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Wahr-

scheinlich stimmen beide in morphologischer Beziehung vollkommen mit einander überein.

Einzig und allein im Bereich der Nasenhöhle, deren morphologische Verhältnisse uns beim Geruchsorgan wieder beschäftigen werden, bleiben grössere Knorpelmassen das ganze Leben bestehen.

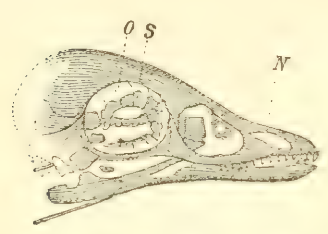


Fig. 95. Kopf der Archaeopteryx lithogr. Nach DAMES.

Dass der Vogelschädel früher bezahnt war, beweisen die fossilen Vögel der Jura- und Kreideperiode (Fig. 95). Die Vögel des Tertiärs besassen schon keine Zähne mehr (vergl. das Capitel über die Zähne).

Jede, ursprünglich aus einer grösseren Zahl von Knochen sich anlegende Unterkieferhälfte zeigt in postembryonaler Zeit einen durchaus einheitlichen Charakter und verwächst am Vorderende synostotisch mit ihrem Gegenstück. Dazu tritt noch die einen theilweisen Ersatz für die fehlenden Zähne liefernde hornige Schnabelscheide, welche auch den Oberkieferrand überzieht.

Das Visceralskelet des Vogelschädels zeigt sich stark zurückgebildet, der erste Kiemenbogen aber persistirt nicht nur, sondern kann (Spechte) zu einer ausserordentlich langen, den ganzen Schädel von hinten und oben umgreifenden Spange auswachsen. Die Copularia existiren in Form eines Basihyale und Basibranchiale I und II. Ersteres bildet, in die Zunge eingebettet, deren festes Substrat, das Os entoglossum. (Vergl. das Visceralskelet der Reptilien.)

F. Säuger.

Bei Säugern handelt es sich um eine viel innigere Verbindung zwischen dem cranialen und visceralen Schädelabschnitt, als dies bei den bis jetzt betrachteten Wirbelthieren der Fall ist. Beide erscheinen nach vollendeter Entwicklung, abgesehen vom mandibularen Bogen, wie aus einem Guss, und bei den höchsten Typen, wie z. B. beim Menschen, stellt man den sogen. **Gesichtsschädel (Facies)** dem **Hirnschädel (Cranium)** gegenüber. Beide gehen derartige Lagebeziehungen zu einander ein, dass der Gesichtsschädel, je höher man in der Reihe der Säugethiere emporsteigt, immer mehr an die untere (basale) Seite des Hirnschädels zu liegen kommt, sodass man also bei den höchsten Formen bezüglich der gegenseitigen Lagerung nicht sowohl mehr von einem **Vorne** und **Hinten**, als von einem **Unten** und **Oben** reden kann. Dabei tritt der Gesichtsschädel, als der vegetativen Sphäre angehörend, bei dem höchsten Typus, dem Menschen, gegenüber dem grossen, auf eine hohe geistige Stufe hinweisenden Hirnschädel stark in den Hintergrund, und zugleich ist die Abknickung der Schädelbasis von der Axe der Wirbelsäule noch viel weiter gediehen, als dies bei den Vögeln zu constatiren war.

Die Schädelbasis, zusammt der ganzen Ethmoidalgegend, ist wie bei Reptilien und Vögeln, zum grössten Theil knorpelig präformirt, während sich die Schädeldecken direct in einer häutigfibrösen Grundlage entwickeln.

Wie überall, so begegnet man auch am Säugethierschädel im Bereich des Hinterhaupts verschiedenen Knochencentra, einem Supra- und Basi-occipitale, sowie den die Ge-

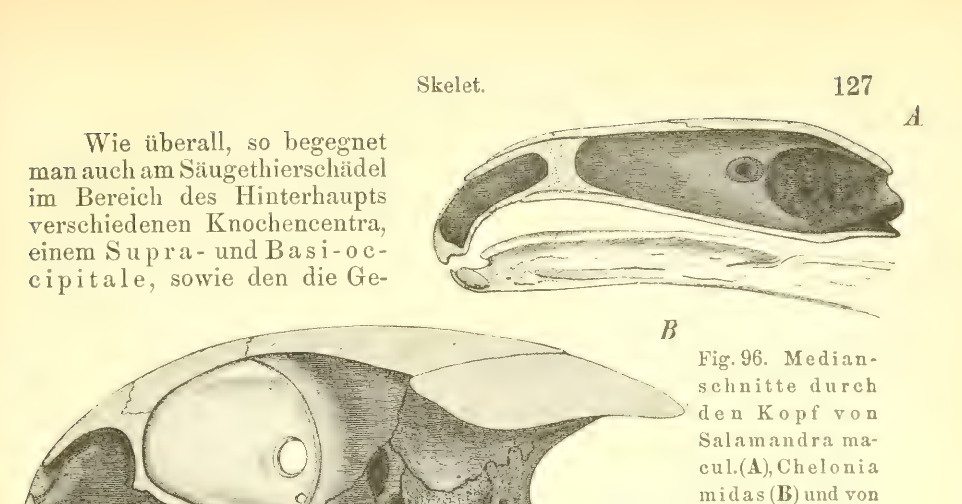


Fig. 96. Medianschnitte durch den Kopf von Salamandra macul. (**A**), Chelonia midas (**B**) und von Corvus corone (**C**). Man beachte das Verhältniss des Craniums zur Nasenhöhle.

lenkhöcker tragenden Occipitalia lateralia. Die Condyli occipitales sind also hier paarig.

Nach vorne vom Basi-occipitale folgt, den Schädel-

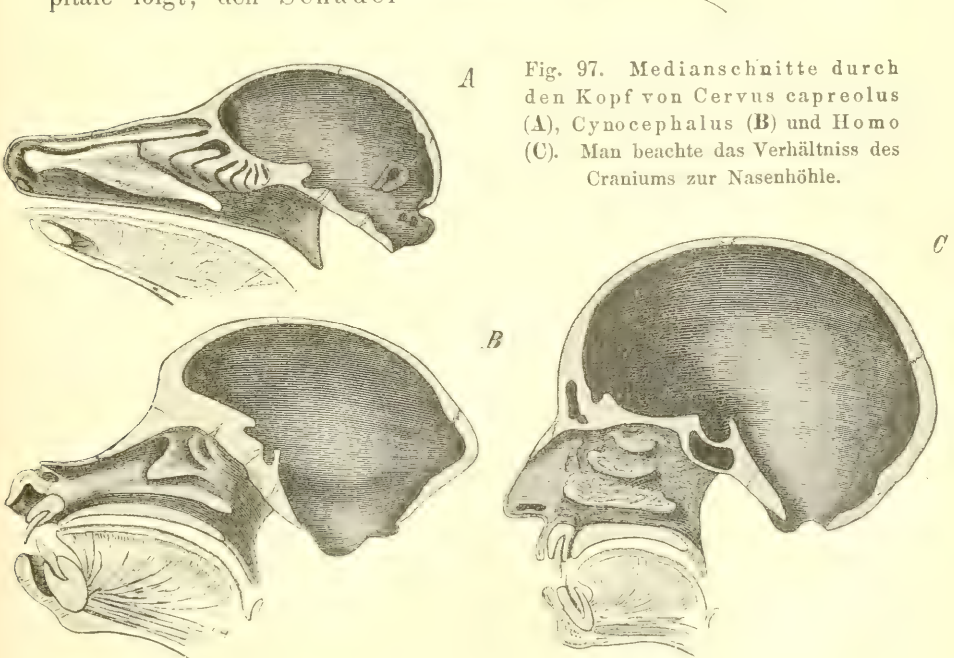


Fig. 97. Medianschnitte durch den Kopf von Cervus capreolus (**A**), Cynocephalus (**B**) und Homo (**C**). Man beachte das Verhältniss des Craniums zur Nasenhöhle.

grund bildend, ein Basi- und Praesphenoid mit flügelartigen Anhängen, die man als Alae majores (Alisphenoide) und minores (Orbitosphenoide) bezeichnet. Während beide eine mehr oder weniger horizontale Lage besitzen und sich so an der Bildung der „Schädelgruben" und der seitlichen Schädelwand betheiligen, erstreckt sich ein unter dem Namen des Processus pterygoideus bekannter Fortsatz senkrecht nach abwärts und verschmilzt hier mit dem selbständig entstehenden Os pterygoideum (Fig. 98 B—D). Letzteres vereinigt sich mit dem Gaumenbein zum Pterygo-Palatinbogen.

Dem Praesphenoid laufen vorne die Stirnbeine entgegen, und indem sie einen Theil des Ethmoids, d. h. die vom Riechnerven durchbohrte Lamina cribrosa, zwischen sich fassen, wird der vordere Abschluss des Craniums zu Stande gebracht.

In der Gegend der Gehörkapsel treten auch hier wie überall mehrere Ossificationscentren auf, welche man als Pars epiotica (mastoidea), opisthotica und prootica (petrosa) unterscheidet. Alle drei, namentlich die letztgenannte, betheiligen sich am Aufbau des Schädelgrundes. Dazu treten aber noch von aussen her zwei Belegknochen, das Squamosum und der Annulus tympanicus[1]), welcher, bei höheren Typen röhrenartig auswachsend, die Pars ossea des äusseren Gehörganges bildet. Aus der Vereinigung aller dieser fünf Knochen — und sie unterbleibt nur bei Marsupialiern — bildet sich das Schläfenbein (Os temporis) im Sinne der menschlichen Anatomie.

Die so gebildete Schädelbasis wird von dem oben schon erwähnten Supraoccipitale, dem Interparietale, dem Parietale und dem paarigen oder unpaaren Frontale überlagert.

Das Frontale kann Hörner und Geweihe tragen, wobei es in sogenannte Stirnzapfen auswächst, welche die betreffende Hautpartie erheben. Zwischen dieser und den Zapfen bildet sich eine Hautverknöcherung, welche mit den Stirnzapfen verwächst, nach Abschluss ihres Wachsthums vertrocknet und nach vollendeter Brunst sich löst. Erst im Miocän beginnt die Scheidung von Geweih- und Hornträgern, d. h. vor jener Periode waren diese beiden noch nicht von einander zu unterscheiden.

Beim Nasenskelet, dessen Cavum mit lufthohlen Räumen benachbarter Knochen in Verbindung stehen kann (vergl. das Geruchsorgan), spielen Muschelbildungen und das Siebbeinlabyrinth eine grosse Rolle. Dazu kommt eine von der Lamina cribrosa, d. h. von der vorderen Vereinigungsstelle der Trabekel auswachsende senkrechte, knorpelige Platte (Mesethmoid), welche die Nasenhöhle in zwei Hälften theilt. Auf ihr bildet sich als Belegknochen der ursprünglich paarige Vomer. Nur im Bereich der Nasenscheidewand und der äusseren Nase erhalten sich zeitlebens knorpelige Theile, die sogen. Alinasal- und Aliseptalknorpel. Die beiden Oberkieferhälften, zwischen die sich von vorne und oben her das die oberen Schneidezähne tragende Praemaxillare einkeilt, bilden den Grundstock des Gesichtsschädels und betheiligen sich in ausge-

[1]) Bezüglich der specielleren Verhältnisse, namentlich hinsichtlich der sogen. Bulla tympanica, verweise ich auf mein Lehrbuch der vergl. Anatomie.

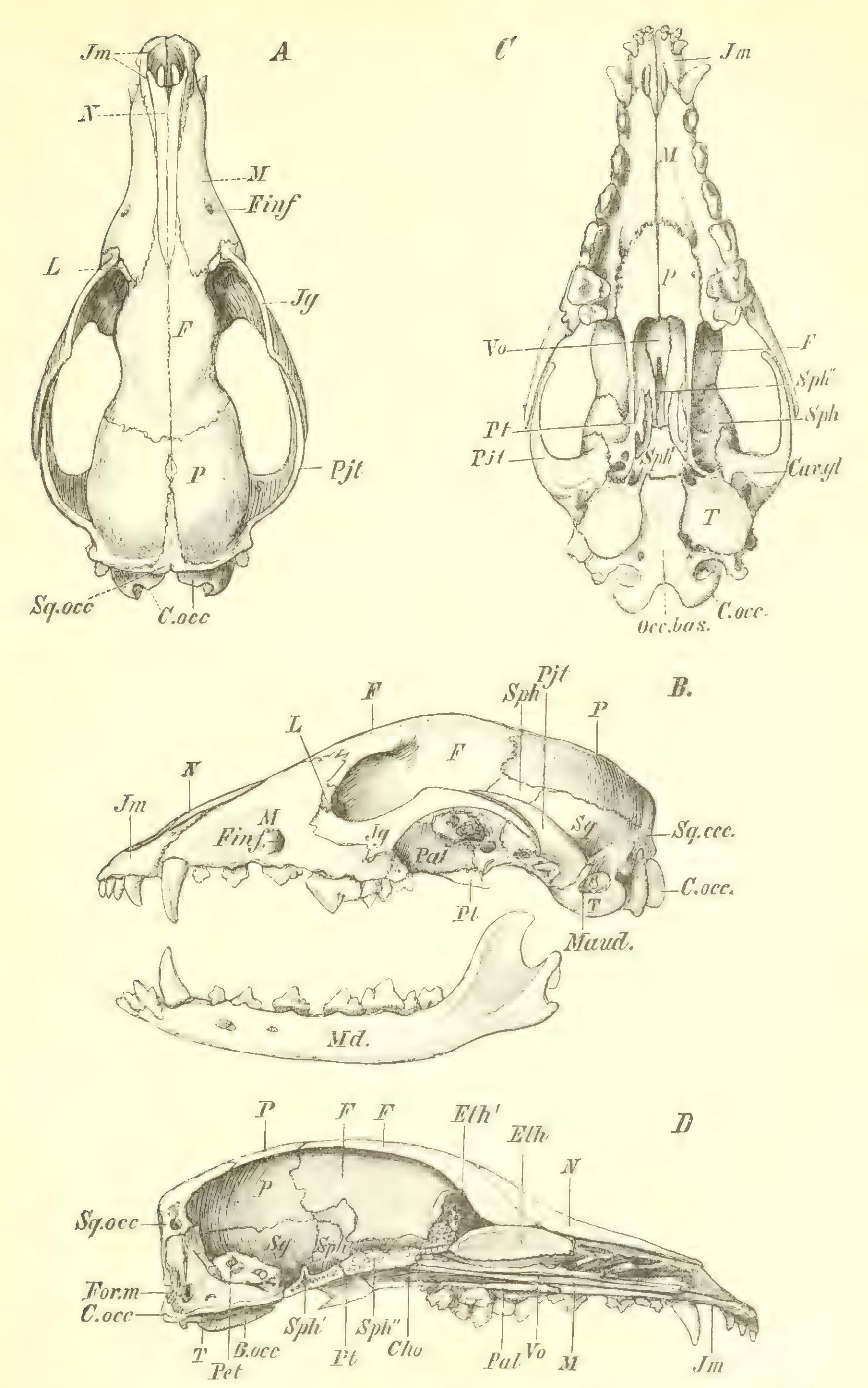


Fig. 98. Kopfskelet vom Windhund. **A** von oben, **B** von der Seite, **C** von unten, **D** im Medianschnitt, von der Schädelhöhle aus gesehen. *Jm* Os intermaxillare,

N Os nasale, *M* Maxillare mit dem Foramen infraorbitale (Finf) *Jg* Jugale, *Pjt* Processus jugalis ossis temporis, *L* Lacrimale mit dem Canalis lacrimalis, *P* Parietale, *Sq.occ* Squama ossis occipitis (Supraoccipitale), *Cocc* Condyli occipitales (Occipitale laterale), *B.occ* Basioccipitale, *Pal* Palatinum, *Pt* Pterygoid, *Sph* Alisphenoid, Sph^1 Basisphenoid, Sph^2 Praesphenoid, *Sq* Squama temporis, *Maud* Meatus auditorius externus, *T* Tympanicum, *For.m* Foramen occipitale magnum, *Pet* Petrosum, *Cho* Choanen, *Vo* Vomer, *Eth* Lamina perpendicularis ossis ethmoidei, Eth^1 Lamina cribrosa ossis ethmoidei, *Cav.gl* Cavitas glenoidalis für den Unterkiefer.

dehntester Weise an der Umschliessung des Cavum nasale. Sie erzeugen horizontale Gaumenfortsätze, welche ebenso wie diejenigen des weiter rückwärts liegenden Os palatinum in der Mittellinie zusammenschliessen und so, unter Trennung der Nasen- und Mundhöhle, ein Palatum durum zu Stande bringen.

In seltenen Fällen (Edentaten, Cetaceen) betheiligen sich am Aufbau des harten Gaumens auch noch die Pterygoide. Bei Echidna Dasypus, Myrmecophaga und gewissen Cetaceen kann das Palatum durum eine ausserordentliche Länge erreichen, so dass die Choanen sehr weit nach hinten zu liegen kommen.

In der Wangengegend sind in der Regel (nur die Edentaten machen eine Ausnahme) die Maxillaria durch ein Jugale mit einem Fortsatze des Squamosum verbunden. Häufig (Einhufer, Wiederkäuer, Primaten) verbindet sich dasselbe auch mit dem Stirnbein, wodurch die Augenhöhle von der Fossa temporalis bis auf einen kleinen Schlitz (Fissura orbitalis inferior) abgeschlossen wird.

Das proximale Ende des ersten (mandibularen) Kiemenbogens schnürt sich in embryonaler Zeit zweimal ab. Aus dem ersten Stück entsteht der Amboss, aus dem zweiten der Hammer; der übrig bleibende lange Rest ist der MECKEL'sche Knorpel. Letzterer, auf welchem sich der Unterkiefer als Belegknochen (Dentale) bildet, ist auf der Figur 99 mit dem Hammer noch in voller Verbindung. Das dritte Gehörknöchelchen, der Steigbügel, besteht aus einer Platte, welche sich aus der Substanz der knorpeligen Gehörkapsel herausschnürt, und aus einem bogen- oder bügelförmigen Stück, von dem man früher annahm, dass es genetisch auf das proximale Ende des Hyoidbogens zurückzuführen sei. Neuere Untersuchungen (KILLIAN) haben die Unwahrscheinlichkeit dieser Annahme dargethan und gezeigt, dass die in der Ontogenese allerdings bei verschiedenen Vertebraten zwischen Stapesplatte und Hyoidbogen bestehenden, theils vorknorpeligen, theils hyalinknorpeligen Verbindungen erst secundär erworben sind[1]). Alle drei Gehörknöchelchen spannen sich als eine

[1]) Bei Säuger-Embryonen existirt vorübergehend noch eine zweite wichtigere und zwar knorpelige Verbindung zwischen Stapes und Mandibula unter Vermittlung des Incus. Durch ein Band repräsentirt (Ligt. suspensorio-stapediale) findet sich dieselbe zwischen der Stapesplatte (Operculum) und dem Quadratum bei Urodelen, und Aehnliches zeigt sich auch bei Anuren und Sauriern. Bei Krocodilen, Schildkröten und Vögeln ist jene Verbindung geschwunden. Dem Operculum der Urodelen entspricht bei Säugern die Fussplatte, dem Ligamentum suspensorio-stapediale der Bogen und das Köpfchen des Steigbügels. Der Incus wäre dann ein Quadratum. Der Steigbügel der Säuger entspräche ferner dem proximalen Columellastücke plus der kleinen Brücke zum Quadratum der Anuren und Saurier. Die Stapedius-Insertionsstelle bei den Säugern würde dem Punkte der Columella entsprechen, von dem das Verbindungsstück zum Quadratum abgeht (KILLIAN).

in ihren Gliedern gelenkig verbundene Kette durch die Paukenhöhle hindurch, wobei sich der Hammer dem Trommelfell und der Steigbügel der Fenestra ovalis anlegt (vergl. das Gehörorgan).

Der Hyoidbogen verbindet sich proximalwärts mit dem Boden der Ohrkapsel, und distalwärts mit dem dritten Visceral-, oder Kiemenbogen. Die dazwischen liegende Strecke, anfangs knorpelig, kann ganz oder theilweise verknöchern, wird aber meistens fibrös oder ganz rudimentär. Das proximale Ende wird zum Processus styloideus des Felsenbeins, das distale zu den kleinen Hörnern des Zungenbeins. Letzteres baut sich im Uebrigen auf aus einem

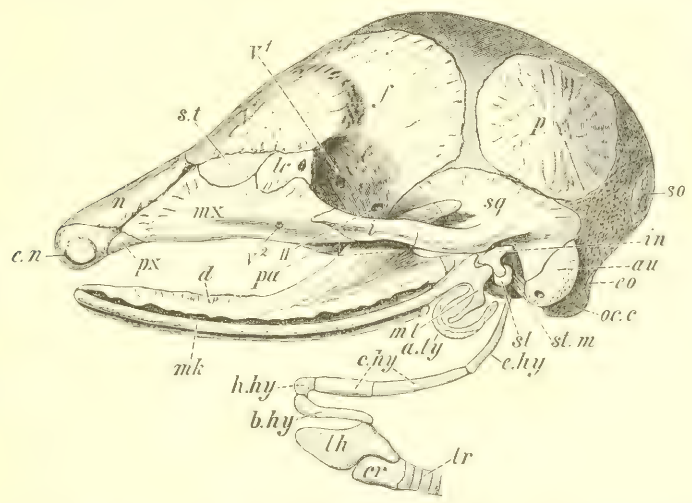


Fig. 99. Kopfskelet von Tatusia (Dasypus) hybrida, nach einem Präparat von W. K. PARKER. Die knorpeligen Partien sind punktirt. *a.ty* Annulus tympanicus, *b.hy* Basihyale, von der Kante dargestellt, *h.hy* Hypohyale, *c.hy* Keratohyale, *e.hy* Epihyale, *tr* Trachea, *cr* Cartilago cricoidea, *th* Cartilago thyreoidea, *mk* Cartilago Meckelii, *d* Dentale, *ml* Malleus, *in* Incus, *st.m* Musculus stapedius, *st* Stapes, *au* Gehörkapsel, *oc.c* Condylus occipitalis, *eo* Exoccipitale, *s.o* Supraoccipitale, *sq* Squamosum, *p* Parietale, *i* Jugale, *pa* Palatinum, *f* Frontale, *lc* Lacrymale, *mx* Maxillare, *s.t* knorpeliges Nasenskelet (Gegend der oberen Muschel), *n* Nasale, *px* Praemaxillare, *e.n* Apertura nasalis externa, V^1, V^2 erster und zweiter Ast des N. trigeminus, *II* Oeffnung für den Austritt des N. opticus.

Mittelstück (Corpus) und den nach hinten davon abgehenden sogen. grossen Hörnern. Das Mittelstück ist also als ein Basi-branchiale des II. und III. Bogens aufzufassen, während die grossen Hörner dem dritten Branchialbogen entsprechen. Der ganze so gestaltete Zungenbeinapparat tritt durch eine Membran (Ligt. thyreo-hyoideum) in Verbindung mit dem oberen Rande des Kehlkopfes, dessen Schildknorpel im Blastem des IV. und V. Visceralbogens entsteht (Fig. 99)[1]).

Bei den Säugern sind die Zähne auf die Maxillaria, Praemaxillaria und den Unterkiefer beschränkt. Sie unterliegen nach Zahl, Form und Grösse starken Differenzen, die uns in dem Capitel über den Tractus intestinalis noch einmal beschäftigen werden.[2])

---

[1]) Vergl. den Kehlkopf.

[2]) Der ausserordentlich schwache Unterkiefer von Echidna weicht in seiner Lage insofern von derjenigen bei anderen Säugethieren ab, als er wie um seine

6. Gliedmassen.

„Neben der Frage nach der Urgeschichte des Wirbelthierkopfes ist es diejenige nach der Herkunft und morphologischen Bedeutung der Extremitäten, welche im Laufe der letzten drei Decennien im Vordergrund der Vertebraten-Anatomie gestanden und eine sehr bedeutende Literatur zu Tage gefördert hat. Ihre Beantwortung war eine sehr verschiedenartige, sowohl nach ihrer geschichtlichen Entwicklung, als auch nach dem Object der Forschung und den bei letzterer massgebenden Gesichtspunkten. Legte man von der einen Seite das Hauptgewicht auf embryologische Studien, so wurde in anderen Kreisen die Lösung von der vergleichenden Anatomie und der Paläontologie erwartet. In beiden Lagern wurde mit Anstrengung aller Kräfte gearbeitet, und nicht selten auch mit Erbitterung gestritten; bald bewegte man sich auf dem Boden der Thatsachen, bald verstieg man sich zu den kühnsten und abenteuerlichsten Hypothesen, und wandte Kunsthilfe an, wo die natürlichen Hilfsmittel zu versagen schienen. Kurz, es war ein schweres Ringen, und eine Vertiefung in die Art und Weise, wie gekämpft wurde, gehörte nicht immer zu den angenehmsten Dingen. Am unerquicklichsten aber gestaltete sich die Lage für diejenigen, welche es sich zur Aufgabe setzten — sei es in Vorlesungen, sei es in Lehrbüchern — einen klaren Ueberblick über den jeweiligen Stand der Frage zu geben, und sich dann sine ira et studio nach dieser oder jener Richtung zu entscheiden. Die Schwierigkeit wuchs noch, wenn man, wie dies bei mir selbst der Fall war, selbst im Kampfe gestanden hatte, und das eigene Ich also selbst mit in die Waagschale geworfen werden sollte. Glaubte man endlich auf festem Grund und Boden zu stehen, so war derselbe nach kurzer Zeit schon wieder schwankend geworden, so dass man nichts Eiligeres zu thun hatte, als das Vorgetragene wieder zu modificiren, oder gar gänzlich zu revociren.

Wer sich die Mühe geben will, die in den Jahren 1882, 1884, 1886 und 1888 erschienenen Auflagen meines Lehrbuches, bezw. meines Grundrisses der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere einer Vergleichung zu unterwerfen, wird es mir nachfühlen können, wie unbefriedigt mich, trotz allen guten Willens, möglichst objectiv zu bleiben, jener Passus zur Einleitung in das Gliedmassenskelet lassen musste.

So regte sich in mir schon vor einer Reihe von Jahren der Wunsch, selbst Hand anzulegen, und das ganze grosse Gebiet von Grund aus sowohl entwicklungsgeschichtlich, als auch vergleichend-anatomisch zu bearbeiten, zugleich aber auch alles das, was mir in der umfangreichen Literatur von Bedeutung schien, zusammenzutragen und kritisch zu verarbeiten. Nur so konnte ich hoffen, zum erwünschten Ziele gelangen, d. h. ein eigenes sicheres Urtheil gewinnen und die gewonnenen Resultate in einer Form zum Ausdrucke bringen

Längsaxe der Art gedreht erscheint, dass in seinem vorderen Drittel die laterale Fläche zur ventralen, und die mediale zur dorsalen geworden ist. Dies verhält sich ganz ähnlich bei Ornithorhynchus. Mit andern Worten: die ventralen Kieferränder sind gegen einander gewandt. Der hintere Abschnitt des Unterkiefers ist schief gerichtet, sodass der Processus angularis medial-ventralwärts, der Processus coronoideus lateralwärts schaut (Ch. Westling).

zu können, von welcher ich annehmen möchte, dass sie sich vielleicht auch des Beifalls meiner Fachgenossen zu erfreuen haben wird. In wie weit mir dies gelungen ist, muss ich ihrem Urtheil überlassen, füge aber, um etwaigen naheliegenden Einwürfen gegen den nicht überall gleichmässigen Fluss der Darstellung zu begegnen, hinzu, dass der Grund davon theils in der Natur der Sache, theils in dem Umstande liegt, dass mir gewisse Fragen von grösserem Interesse erschienen, als andere, und dass ich deshalb z. B. den Anamnia und den Reptilien mehr Berücksichtigung angedeihen liess, als den höheren Wirbelthieren. Es ist wohl kaum nöthig, dies näher zu motiviren, wenn ich im Folgenden einen Ueberblick über die Fragen gebe, welche ich vor allen anderen einer Lösung entgegenzuführen mich bestrebt habe.

1) Wie haben wir uns die Gliedmassen der Vorfahren der heutigen Wirbelthiere vorzustellen?
2) Liegen in den Organisationsverhältnissen der recenten Vertebraten, bezw. ihrer Embryonalstadien noch Zeugnisse vor, welche ausreichend erscheinen, um auf jene erste Frage eine befriedigende Antwort erwarten zu dürfen?
3) Was gab den Anstoss zur Umänderung jener eventuell nachweisbaren Urgliedmassen in jenen Typus der Extremitäten, wie ihn niedere Anamnia heute besitzen?
4) Welche Gliedmassenform der recenten Wirbelthiere darf als die älteste betrachtet werden?
5) In welchen Beziehungen stehen die freien paarigen Extremitäten zum Schulter- und Beckengürtel?
6) Sind letztere phyletisch älter oder jünger als die ersteren?
7) Wenn die Extremitätengürtel phyletisch jünger sind, was gab den Anstoss zu ihrer ersten Entstehung, und welchem Mutterboden sind sie entwachsen?
8) Lässt sich die freie Extremität der terrestrischen Thiere auf eine Fischflosse zurückführen, und, falls sich dieses als möglich erweisen sollte, wo liegen die Anknüpfungspunkte?
9) Besteht bezüglich des Organisationsplanes der Flosse und der terrestrischen Extremität die Berechtigung, von einem Hauptstrahl und von Nebenstrahlen zu sprechen? Wie ist die „Archipterygium-Theorie“ zu beurtheilen?
10) Wo finden sich unter den heutigen Wirbelthieren die ersten Spuren eines Schulter- und Beckengürtels? Wie verhalten sich dieselben hinsichtlich des zeitlichen Erscheinens ihrer einzelnen Abschnitte in entwicklungsgeschichtlicher und wie in anatomischer Beziehung? Wie lauten die paläontologischen Zeugnisse?
11) Besteht eine Homologie zwischen den Gliedmassengürteln der Fische einer-, sowie der Dipnoër und Amphibien andererseits, und wo liegen die Anknüpfungspunkte?
12) Wie verhält sich der Extremitätengürtel der heutigen Amphibien und Reptilien zu demjenigen der ausgestorbenen Formen?
13) Bestehen Anknüpfungspunkte zwischen dem Gliedmassengürtel der Amphibien und dem der Reptilien?
14) Wie ist die allem Anscheine nach bestehende Kluft zwischen dem Amphibien- und Reptilienbecken zu überbrücken? Besitzt ersteres eine Pars pubica oder nicht, und wo tritt sie zum erstenmal in die Erscheinung?

15) Wie lautet die Stammes- und Entwicklungsgeschichte der Cartilago epipubis?
16) In wie weit fördern die bei den Anamnia und den Reptilien gewonnenen Erfahrungen unsere Kenntnisse des Extremitätenskeletes der Vögel und Säuger?"

Mit diesen Worten habe ich mein im Frühjahr 1892 erschienenes Werk über das Gliedmassenskelet der Wirbelthiere eingeleitet, und ich darf diese Worte wohl auch hier voranstellen, da sie geeignet erscheinen, den Leser gleich von vornherein mit den Cardinalpunkten des uns beschäftigenden, hochinteressanten Stoffes vertraut zu machen.

Wie beim Schädel, so dürfte auch beim vorliegenden Capitel ein kurzer historischer Rückblick nicht ohne Interesse sein. Auf diesen lasse ich ebenso wie dort eine Skizze über die Entwicklung folgen, und daran wird sich dann die Schilderung des ausgebildeten Gliedmassenskeletes bei den verschiedenen Hauptgruppen der Wirbelthiere anschliessen.

Von den älteren Autoren ist in erster Linie K. E. von Bär zu nennen, welcher bei der als mustergiltig zu bezeichnenden Darstellung des dem Extremitätenskelet der Wirbelthiere zu Grunde liegenden Bauplanes in mancher Hinsicht seiner Zeit vorahnend weit vorausgeeilt ist [1]). So figurirt z. B. auf S. 185 seines grossen Werkes „Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere" folgender, auf S. 186 des Näheren begründeter Satz: „Der Schultertheil (d. h. der Schultergürtel) der vorderen Extremität und das Becken der hinteren Extremität sind unbezweifelt Modificationen derselben Grundform."

Wie einfach und anspruchslos klingen diese Worte, und wie viele Wandlungen und Irrwege hat die anatomische Wissenschaft seit jener Zeit erfahren, bis sie, wie ich zeigen zu können hoffe, auf jenen Satz von Bär's als den allein richtigen Ausgangspunkt wieder zurückkehrte!

Bezüglich der Entwicklung der Extremitäten, welche von Bär an Reptilien, Vögeln und Säugethieren studiert hat, macht er vor Allem auf die principielle Uebereinstimmung bei allen jenen aufmerksam, und sagt dann wörtlich: „Zuerst zeigen sich schmale, in die Länge gestellte Leisten, die auffallend lang sind, und dadurch zu beurkunden scheinen, dass die Extremitäten ihrer ursprünglichen Idee nach dem ganzen Rumpfe angehören; die Verdickung des Rückenmarkes in der ganzen Länge des Rumpfes, welche sich dann am vorderen und am hinteren Ende concentrirt, dürfte auch darauf hindeuten. Diese Leisten liegen zuerst nur auf den Bauchplatten, und dehnen sich dann nach oben und nach unten aus. Es scheint hiernach, dass die Gegend des Wurzelgelenkes (d. h. des Schulter-Hüftgelenkes) sich zuerst bildet, und von hier aus die Bildung des Wurzelgliedes (d. h. des Schulter- und Beckengürtels) sich nach oben und unten ausdehnt, woraus man später erkennt, dass die Extremität nicht nur den Bauchplatten angehört, sondern beiden Hauptröhren gemeinschaftlich ist. Zugleich hebt sich aus der Gegend des Wurzelgelenkes eine Erhabenheit hervor, und wir sehen also nach aussen auch die übrigen Theile der Extremität sich entwickeln."

Im zweiten Theile seines Werkes wird dies weiter ausgeführt, und

[1]) Allerdings haben gewisse Punkte, wie z. B. die von v. Bär gemachte Annahme, dass Rippen, Kiefern und Extremitäten Modificationen einer und derselben Grundform seien, später eine Berichtigung erfahren.

bemerkt, „dass, nachdem man eine ganz kurze Zeit hindurch auf jeder Seite einen Wulst in der ganzen Länge des Rumpfes beobachtet hat, jeder Wulst sich in zwei getrennte Leisten, eine vordere und eine hintere, sammelt, indem die Mitte unkenntlich wird, dass von der Basis dieser Leisten aus eine Entwicklung nach oben, nach unten und zugleich nach aussen fortschreitet. Die Entwicklung nach oben und nach unten erzeugt den Rumpftheil der Extremität (Schulter und Becken). Die Entwicklung nach aussen erhebt den Kamm jeder Leiste zuerst in ein Blatt. Das Blatt theilt sich dann in einen Stiel und in eine Platte (Mittelstück und Endglied). Im Stiele bildet sich innerlich ein Gelenk" etc.

Auf von Bär's Untersuchungen folgten diejenigen von Rathke und Kölliker, allein, wenn dieselben auch manche neue Details geliefert haben, so bedeuten ihre Resultate doch keinen principiellen Fortschritt auf dem Gebiete der Extremitätenlehre. Immerhin ist folgender Satz Kölliker's, den ich wörtlich wiedergebe, von grossem Interesse: „Nach meinen Erfahrungen beim Menschen, und vor Allem beim Kaninchen, bei dem ich die Extremitätenanlagen von den ersten Stadien an geprüft habe, entsteht das ganze Extremitätenskelet als eine von Anfang an zusammenhängende Blastemmasse, in der vom Rumpf gegen die Peripherie zu Knorpel um Knorpel, Gelenkanlage nach Gelenkanlage deutlich wird und sich differenzirt, so dass jeder Knorpel vom ersten Anfange an selbständig und ohne Zusammenhang mit den Nachbarknorpeln sich anlegt, zugleich aber auch von seinem ersten Entstehen an mit seinen Nachbarn durch die gleichzeitig mit ihm deutlich werdenden Gelenkanlagen vereinigt ist."

Bezüglich der Entstehung der Gelenke betont Kölliker, dass alle Theile des Skelets ursprünglich durch Syndesmosis verbunden sind, dass also ursprünglich „noch indifferente Zellenmassen die Bindeglieder darstellen." „Diese Zellenmassen sind gleich bei der ersten Anlage des Extremitätenskelets gegeben und anfänglich von den Elementen nicht zu unterscheiden, die die Knorpel liefern. Sowie dann aber diese Hartgebilde deutlich zu werden beginnen, fangen auch die Zwischenglieder an, einen bestimmten Charakter anzunehmen, in ähnlicher Weise, wie bei der Differenzirung der knorpeligen Wirbel und der Lig. intervertebralia."

Abgesehen von einigen Bemerkungen K. E. von Bär's, in welchen sich, wie oben erwähnt, der Gedanke ausspricht, „dass die Extremitäten ihrer ursprünglichen Idee nach dem ganzen Rumpfe angehören", enthalten die Schriften der bis jetzt erwähnten Autoren keinen Versuch, eine Erklärung des eigentlichen Wesens und der morphologischen Bedeutung, wie vor Allem einen Einblick in die Urgeschichte der Wirbelthiergliedmassen anzubahnen. Dies änderte sich, als Carl Gegenbaur im 7. und 8. Decennium dieses Jahrhunderts mit einer grossen Zahl von Arbeiten hervortrat, welche sich fast über das ganze Gebiet der Vertebraten erstreckten und unser Wissen in sehr beträchtlicher Weise vertieften. Aber ganz abgesehen davon war es Gegenbaur's Verdienst, ganz neue Bahnen der Forschung betreten und den ernstlichen Versuch gemacht zu haben, einen einheitlichen, dem Gliedmassenskelet sämmtlicher Wirbelthiere zu Grunde liegenden Organisationsplan nachzuweisen. Er fasste seine Resultate zusammen in der sogenannten „Archipterygium-Theorie", und diese soll uns im Folgenden beschäftigen.

Im niedersten Zustand des Flossenskelets („Archipterygium") findet sich ein aus gegliederten Knorpelstücken bestehender Stamm oder Hauptstrahl, welchem jederseits in einer Längsreihe kleinere, gleichfalls gegliederte Stücke (Seitenstrahlen) angegliedert sind.

Dieses „biseriale Archipterygium" findet sich heute nur noch bei jener Abtheilung der Dipnoër, welche durch Ceratodus repräsentirt wird; allein auch die Selachier besitzen z. Th. noch Spuren

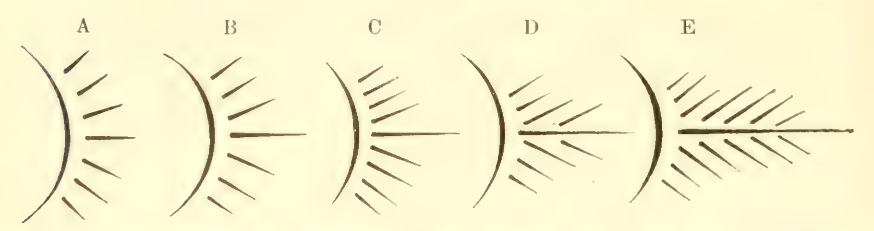


Fig. 100. Schematische Darstellung der Entstehung der paarigen Gliedmassen nach Gegenbaur. Vergl. den Text.

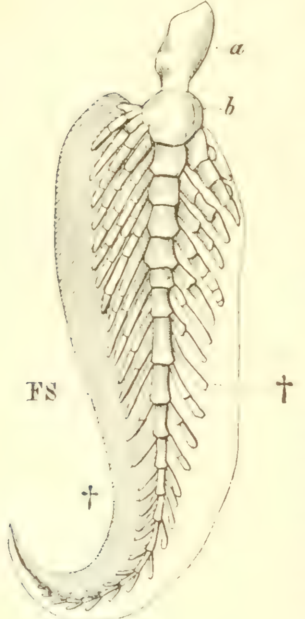


Fig. 101. Brustflosse von Ceratodus Forsteri. *a*, *b* Die zwei ersten Gliedstücke des axialen Hauptstrahles, †† Nebenstrahlen, *FS* Hornfäden, welche nur auf einer Seite dargestellt sind.

davon, sodass dadurch ein Streiflicht auf die Stammesgeschichte ihrer Gliedmassen fällt.

Den phylogenetischen Ursprung des zweireihigen Archipterygiums sucht Gegenbaur im Kiemenskelet, indem er im Schultergürtel einen umgewandelten Kiemenbogen erblickt, welcher (wie seine kopfwärts liegenden Nachbarn) ursprünglich mit einer Reihe von Kiemenstrahlen besetzt war. Eine der letzteren übertrifft die andern an Länge und kann selbst zum Träger der übrigen werden. Damit ist die federartige Grundform der Ceratodusflosse gegeben (Fig. 101).

Da nun kein Zweifel über die Homologie der freien Brust- und Bauchflosse herrschen kann, so folgt daraus mit Nothwendigkeit, dass auch ihre centralen, dem Rumpf angeschlossenen Abschnitte, d. h. der Beckengürtel ebenso wie der Schultergürtel, von einem Kiemenbogen abzuleiten sind. Die für diese Deutung aus den entfernten Lageverhältnissen des Beckengürtels sich ergebenden Schwierigkeiten beseitigt Gegenbaur durch die Annahme einer im Laufe der Phylogenese in caudaler Richtung vor sich gegangenen Wanderung des betreffenden Becken-Kiemenbogens.

Diese für die Fische — das Flossenskelet der Ganoiden und indirect dasjenige der Teleostier ist nämlich nach Gegenbaur ebenfalls auf das Archipterygium zurückzuführen — gewonnene Grundlage ist auch bei höheren Vertebraten nachweisbar. Auch hier erscheint eine Stammreihe, ein Hauptstrahl, welchem laterale Skeletstücke als Nebenstrahlen eingereiht erscheinen.

So viel über die GEGENBAUR'sche Theorie. Während diese auf rein anatomischer Grundlage aufgebaut und bis ins einzelnste Detail mit Aufwendung des grössten Scharfsinnes immer mit denselben Hilfsmitteln durchgeführt war, begegnen wir einer anderen Lehre von der Urgeschichte der Extremitäten, welche zwar ebenfalls auf anatomischem Wege angebahnt wurde, später aber ihren glänzendsten Ausbau durch embryologische Forschungen erhielt. Sie kann als die THACHER-MIVART-BALFOUR-HASWELL-DOHRN'sche Lehre bezeichnet werden.

Sie lautet folgendermassen: Die Gliedmassen zeigen keine genetischen Beziehungen zum Kiemenskelet; diejenigen der Urvertebraten müssen einst aus zwei fortlaufenden Seitenfalten [1]) bestanden haben, welche den Körper beim Schwimmen im Gleichgewicht hielten und in welchen sich serial angeordnete Muskeln und Knorpelstrahlen („Pterygia") entwickelten. Aus diesen Seitenfalten, und zwar wahrscheinlich je nach Bedürfniss aus verschiedenen Abschnitten derselben,

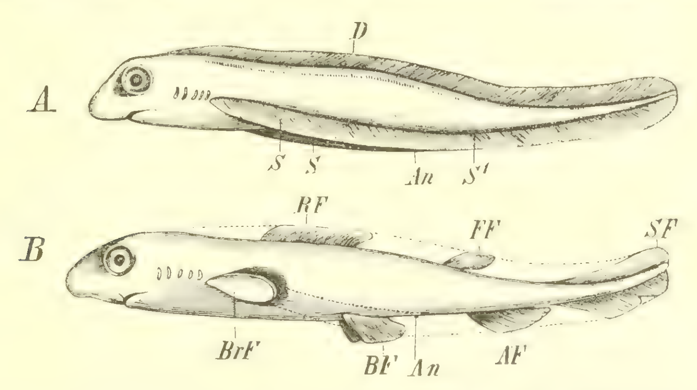


Fig. 102. Schematische Darstellung der Entwicklung der paarigen und unpaaren Flossen. A Die noch continuirliche Seiten- und Rückenfalte, *S S*, *D*. S^1 bezeichnet die Stelle, wo die Seitenfalte hinter dem After (*An*) ventralwärts verläuft. B Die definitiven Flossen. *RF* Rücken-, *BrF* Brust-, *BF* Bauch- oder Beckenflosse, *AF* Anal-, *SF* Schwanz-, *FF* Fettflosse, *An* After.

differenzirten sich bei verschiedenen Selachiern die Brust- und Bauchflossen, während das dazwischen liegende Stück sich rückbildete (Fig. 102 *A*, *B*). Die Brustflosse war dabei von Anfang an in ihrer Entwicklung der Bauchflosse voraus, und letztere bewahrt überhaupt einen primitiveren Charakter, d. h. sie bleibt so zu sagen auf embryonalerer, einfacherer Stufe stehen. Die proximalen Enden der knorpeligen Flossenstrahlen sollen mit einander verschmelzen und, in die Rumpfwand einwachsend, zum Becken- und Schultergürtel werden. Der ganze Process würde dann mit einer Abgliederung des basalen Stückes der freien Flosse (Basale, Basipterygium) vom Becken- resp. Schultergürtel sein Ende finden.

---

[1]) Jene Seitenfalten existiren, wie ich gleich zeigen werde, thatsächlich bei Selachiern und finden sich auch noch in Spuren bei Teleostiern und Amphibien. Es will mir aber scheinen — und ich stimme darin mit E. R. BOYER überein —, dass die Ektodermfalte nicht das Primäre ist, sondern dass sich stets zuvor unterhalb der betreffenden Stelle eine Proliferation des mesodermalen Gewebes bildet. Erst nachdem diese aufgetreten, beginnt das Ektoderm sich zu erheben.

Diese Voraussetzungen THACHER's und MIVART's, welche auf Grund anatomischer Präparate (Sturionen, Selachier) gemacht waren, fanden nun durch die embryologischen Arbeiten von BALFOUR und DOHRN zum grossen Theil eine Bestätigung, und ich theile im Folgenden die Ergebnisse DOHRN's, welche dieser an einem sehr ausgedehnten Material von Pristiurus- und Scyllium-Embryonen gewonnen hat, mit.

Sein erstes Augenmerk richtete DOHRN auf die Beziehungen der Rumpfmyotome zu der Extremitätenanlage, und es gelang ihm nachzuweisen, dass jedes Myotom an seiner ventralen Seite zwei sackförmige Fortsätze, einen vorderen und einen hinteren entsendet, und dass diese Fortsätze sich allmählich verlängern und sich von den zugehörigen Myotomen abschnüren. Ihre Zahl vermochte DOHRN nicht sicher zu bezeichnen; für die Brustflosse mögen 12—14, für die Beckenflosse 10—12 in Betracht kommen. Nachdem sie sich von den Myotomen abgelöst haben, verlängern sie sich wiederum und theilen sich je in eine ventrale und dorsale secundäre Knospe. Es entstehen zuerst aus jedem Myotom vier getrennte Muskelmassen, die erste durch Trennung in transversaler, die zweite in horizontaler Richtung. Das sind die Elemente, durch deren Auswachsen die ganze Extremitätenmuskulatur zu Stande kommt. Die einzelnen Knospenabschnitte lassen, der dorsalen und ventralen Flossenfläche anliegend, eine mittlere Zone frei. Die Umwandlung der Zellen in Muskelknospen erfolgt erst, wenn alle einzelne Knospen an ihrer definitiven Stelle angekommen sind; bis das geschehen, verharren sie alle in ihrer embryonalen Zellnatur. Ist jenes Entwicklungsstadium erreicht, so beginnt in der oben erwähnten, von mesodermalem Gewebe erfüllten, mittleren Zone der Verknorpelungsprocess. Letzterer setzt an der Flossenbasis ein, gleich darauf aber rückt zwischen je zwei Muskelportionen ein Knorpelstrahl gegen die äussere Peripherie der Flosse vor. Die einzelnen Knorpelstrahlen divergiren in peripherer Richtung von einander, während sie an dem sich allmählich verschmälernden Basaltheil der Flosse so enge zusammengedrängt erscheinen, als würden sie aus einem einzigen Knorpel hervorwachsen. Dadurch hat sich BALFOUR zur Annahme seines Basipterygiums als ursprünglich einheitlicher Spange verleiten lassen. Letztere aber ist erst das Verschmelzungsproduct der basalen (proximalen) Enden vorher getrennter Einzelstrahlen.

Ueber die Anlage des Schultergürtels berichtet DOHRN wörtlich Folgendes: „Eine andere Knorpelentwicklung greift gleichzeitig am vorderen Rande der Flosse, zwischen ihr und den Myotomen des Rumpfes, Platz. Sie hat aber eine andere Entwicklung, denn sie umgreift, von der Mitte ausgehend, in rascher Entwicklung fast den ganzen Umfang des Körpers dorsalwärts wie ventralwärts. Es ist die Anlage des Schultergürtels." Des Weiteren geht DOHRN hierauf nicht ein, sondern behält sich weitere Mittheilungen vor. Gleichwohl betont er ausdrücklich, dass der Schultergürtel von Hause aus nichts mit der Schulterflosse zu thun habe, dass vielmehr eine Angliederung, nicht aber eine Abgliederung stattfinde.

Die Zahl der in die Brustflosse eintretenden Spinalnerven entspricht derjenigen der an ihrem Aufbau betheiligten Myotome. Aus ihrer radienartigen, gegen die Flosse zu convergirenden Richtung kann man erkennen, dass die Flosse ein concentrirtes Gebilde ist.

Alle diese Mittheilungen über die metamerische Entstehung der Extremitäten-Muskeln, -Knorpelstrahlen und -Nerven gelten in gleicher

Weise für die Brust- wie für die Bauchflosse. Letzterer fehlt aber ein dem Schultergürtel homodynamer Knorpel. Das Os pubis ist nur eine nach innen gerichtete Verlängerung des durch Verschmelzung der Knorpelstrahlen zu Stande gebrachten Skelettheiles.

Von hoher Bedeutung ist der Befund DOHRN's, dass sich auch in dem zwischen Brust- und Bauchflosse liegenden Gebiet der Rumpfmyotome in embryonaler Zeit Muskelknospen bilden, die allmählich wieder zu Grunde gehen, und ferner, dass derselbe Vorgang auch an den postanalen Myotomen sich abspielt, wodurch der Gedanke nahe liegt, es möchte sich hier um die Bildung der Muskeln der unpaaren ventralen Flosse handeln. Ist dies richtig, so muss die unpaare Flosse, ebenso wie Brust- und Bauchflosse, ursprünglich paarig gewesen sein. Da nun auch die dorsale Flosse ihrerseits der bereits bekannten Bildungsweise der lateralen und ventralen Flossen folgt, so erhellt daraus der richtige Gedankengang, welcher der THACHER-MIVART'schen Arbeit zu Grunde liegt.

Ziehen wir das Facit, so lässt sich nicht verkennen, dass die von THACHER inaugurirte neue Lehre von Seiten DOHRN's den weitesten Ausbau erfahren hat, und es kann nicht Wunder nehmen, dass sie sich von jetzt an auch in immer weitere Kreise der Fachgenossen Eingang verschaffte; sie war ein wichtiger Factor geworden, mit dem man rechnen musste, und der nicht mehr aus der Welt zu schaffen war.

In allerneuester Zeit hat diese Lehre auch von Seiten C. RABL's in allen wesentlichen Punkten eine Bestätigung und z. Th. eine Vervollkommnung erfahren. Nach diesem Autor ist die Ektodermfalte anfangs zwischen Brust- und Bauchflosse nicht continuirlich; sie wird es erst im Lauf der weiteren Entwicklung.

Bei Pristiurus betheiligen sich sowohl an dem Aufbau der Brust- wie an dem der Bauchflosse mindestens je 11 Urwirbel, welche mit je 2 Knospen (= 22 Knospen in toto) sämmtlich gegen die Basis der Flosse convergiren. Während sich dann die Muskelknospen von den 22 Myotomen allmählich lösen, gehen sie insofern eine Umordnung ihrer Lage ein, als sie eine Fächerstellung einnehmen. Die Divergenz der anfangs parallel gestellten Knospen erfolgt gegen den freien Rand der Flosse, während sie an ihrer Basis mehr (Brustflosse) oder weniger (Bauchflosse) convergiren. Dabei handelt es sich um zwei übereinanderliegende Fächer, wovon der eine durch die dorsalen, der andere durch die ventralen Knospen dargestellt wird. RABL nennt die ersteren die Streckknospen, die letzteren die Beugeknospen. Die Knorpelradien entwickeln sich stets zwischen je einer Streck- und Beugeknospe.

Die Hornfasern sind mesodermaler Abkunft und entstehen dicht unter der Epidermis aus den obersten Lagen der Cutis.

Was meine eigene Stellungnahme zu dieser wichtigen Frage betrifft, so muss ich betonen, dass ich dieselbe viele Jahre hindurch bei mir aufs Fleissigste erwogen habe,[1]) und dass ich mich, nachdem ich auf Grund eines sehr grossen embryologisch-vergleichend anatomischen Materials eigene reiche Erfahrungen sammeln konnte, ganz entschieden auf die Seite von THACHER, MIVART, BALFOUR und DOHRN stelle.

---

[1]) Meine anfänglichen Zweifel spiegeln sich in der wechselnden Fassung des betr. Passus in der ersten und zweiten Auflage meines Grundrisses und Lehrbuches der vgl. Anatomie, worauf ich hiermit wiederholt verweise.

Ich werde dies am Schlusse dieses Capitels näher begründen und daselbst unter Aufstellung allgemeinerer Gesichtspunkte eine übersichtliche Zusammenstellung meiner embryologischen und vergleichend-anatomischen Ergebnisse liefern.

Ich wende mich nun zunächst zu den einzelnen Hauptgruppen der Wirbelthiere und erinnere daran, dass ich im Vorstehenden bereits von unpaarigen und paarigen Gliedmassen gesprochen habe. Dies bedarf einer näheren Begründung.

a) Unpaare Gliedmassen.

Die oben besprochene dorsale und ventrale Hautfalte kann entweder in voller Ausdehnung erhalten bleiben, oder es tritt insofern ein Reductionsprocess ein, als nur gewisse Stellen persistiren, weiter auswachsen und so das darstellen, was man mit Rücken-, Fett-, Schwanz- und Afterflosse bezeichnet (Fig. 102 B). Zu diesen sogenannten unpaaren Gliedmassen treten nicht nur Muskeln und Nerven, sondern auch knorpelige oder knöcherne Skeletstücke, sogenannte Flossenträger, in Beziehung. Letztere entwickeln sich durchaus selbständig und gehen mit dem Achsenskelet, d. h. der Wirbelsäule, erst secundär eine Verbindung ein. Diese gestaltet sich bei der Schwanzflosse, die das wichtigste Locomotionsorgan des Fisches darstellt, zu einer besonders festen und innigen.

Jene Flossenträger liegen in der Regel mehr an der basalen, dem Körper ansitzenden Partie der Flosse, während deren grössere Abtheilung von dicht nebeneinanderliegenden Hornfäden eingenommen wird. Dadurch — und das gilt auch für die paarigen Flossen der Selachier — kommt es zu einer bedeutenden Flächenvergrösserung der betreffenden Organe.

Dem Amphioxus und den Cyclostomen kommen nur unpaare Flossen zu, allein es ist nicht unmöglich, dass die Rundmäuler früher auch paarige besassen, die allmählich eine Rückbildung erfahren haben (Dohrn).

Spuren der unpaaren Gliedmassen trifft man auch noch bei **Amphibien**, und zwar entweder zeitlebens (Ichthyoden und manche Salamandrinen) oder nur während der Paarungszeit, oder endlich in der Larvenperiode (Urodelen, Gymnophionen). Sie bestehen hier aus einem continuirlichen, namentlich bei Tritonen während der Fortpflanzungszeit stark entwickelten Hautsaum am ventralen und dorsalen Umfang des Schwanzes, der sich auch noch über den ganzen Rücken in Form eines Kammes bis gegen den Kopf verlängern kann. Es muss jedoch als Hauptunterschied von den entsprechenden Gebilden der Fische scharf hervorgehoben werden, dass bei Amphibien nie feste, weder vom Innen-, noch vom Aussenskelet gelieferte Elemente in jenen Hautsaum eingehen. Ob bei recenten Reptilien auch noch Spuren von unpaaren Gliedmassen vorkommen, muss dahin gestellt bleiben, und was bei höheren Thierformen (Cetaceen) daran erinnern könnte, ist als secundär erworben aufzufassen.

Von höchstem Interesse ist folgende, den Ichthyosaurus betreffende Thatsache. Dieser besass nämlich, wie aus den Mittheilungen

von E. FRAAS hervorgeht, eine mächtige Rückenflosse, welche nahezu ein gleichseitiges Dreieck bildet. An der Basis war sie von mehreren Flossenträgern gestützt, die den Eindruck starker Sehnenbündel machen. Hinter der Flosse folgen grosse Hautlappen auf dem Rücken und Schwanz, die am meisten an die analogen Gebilde mancher Tritonen und Reptilien erinnern. Der Schwanz erscheint als eine mächtige, senkrecht gestellte, zweilappige Flosse, welche auf den ersten Anblick an die heterocerke Fischflosse erinnert; allein ein solcher Vergleich ist doch nicht zulässig, indem es sich bei Ichthyosaurus offenbar nur um eine eigenthümlich modificirte und sehr weit nach hinten gerückte Rückenflosse handelt, welche mit dem lappigen, gleichmässig von der Wirbelsäule durchzogenen Schwanzende in Verbindung tritt und mit diesem zusammen eine Flosse bildet (vergl. bezüglich einer andern Auffassung L. DOLLO).

b) Paarige Gliedmassen.

Sie sind an kein bestimmtes Körpersegment gebunden, sondern zeigen sowohl in ihren Lagebeziehungen zum Rumpf, als auch bezüglich der in sie eintretenden Zahl von Nerven ein äusserst schwankendes Verhalten.

An der vorderen wie an der hinteren Extremität unterscheidet man einen dem Rumpf angelagerten, centralen, spangenartigen Abschnitt, d. h. einen **Schulter-** und **Beckengürtel**. Jeder dieser beiden zerfällt in einen dorsalen und in einen ventralen Abschnitt, und auf der Grenze zwischen beiden befindet sich die vom Rumpfe abstehende, **freie Extremität** (Fig. 103 *Sd*, *Sv*, *F*).

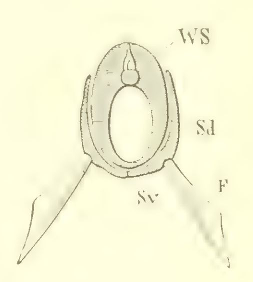


Fig. 103. Schematische Darstellung des Schultergürtels und der Brustflosse. *WS* Wirbelsäule, *Sd*, *Sv* dorsales und ventrales Stück des Schulterbogens, *F* freie Extremität (Brustflosse).

7. Schultergürtel.

Fische.

Bei **Amphioxus** und den **Cyclostomen** fehlt mit den paarigen Gliedmaassen auch ein Becken- und Schultergürtel. Bei **Selachiern** handelt es sich um einen ventral durch hyaline oder (seltener) fibröse Masse geschlossenen, höchst einfachen Knorpelbogen, der auch bei **Ganoiden-** und **Teleostier**-Embryonen in ganz homologer Weise auftritt.

Später aber entwickelt sich in diesem Bereich bei den beiden letztgenannten Fischgruppen, und zwar vom Perichondrium ausgehend, eine Reihe knöcherner Gebilde, sodass man jetzt einen secundären oder knöchernen Schultergürtel dem primären oder knorpeligen gegenüberstellen kann. Letzterer tritt, je mehr die knöchernen Gebilde vorzuschlagen beginnen, immer mehr in den Hintergrund. Beide stehen in einem reciproken Verhältniss zu einander.

Die freie Extremität, die Flosse, verbindet sich mit der hinteren, äusseren Circumferenz des Schultergürtels bei allen Fischen und Dipnoërn derart, dass eine gehöhlte Stelle des Flossenskeletes einen Vorsprung des Schultergürtels aufnimmt. Im Gegensatz dazu sitzt bei terrestrischen Thieren die Gelenkpfanne am Schultergürtel, der Gelenkkopf am Humerus. Von der Stelle ausgehend, wo sich die

freie Extremität mit dem Schultergürtel verbindet, kann man an demselben einen oberen, dorsalen und einen unteren, ventralen Abschnitt unterscheiden. Ersterer, welcher sich mit dem Schädel verbindet, entspricht einem **Scapulare**, der zweite einem **Coracoid** plus **Claviculare** (Procoracoid Gegenbaur) der über den Fischen stehenden Wirbelthiere[1]).

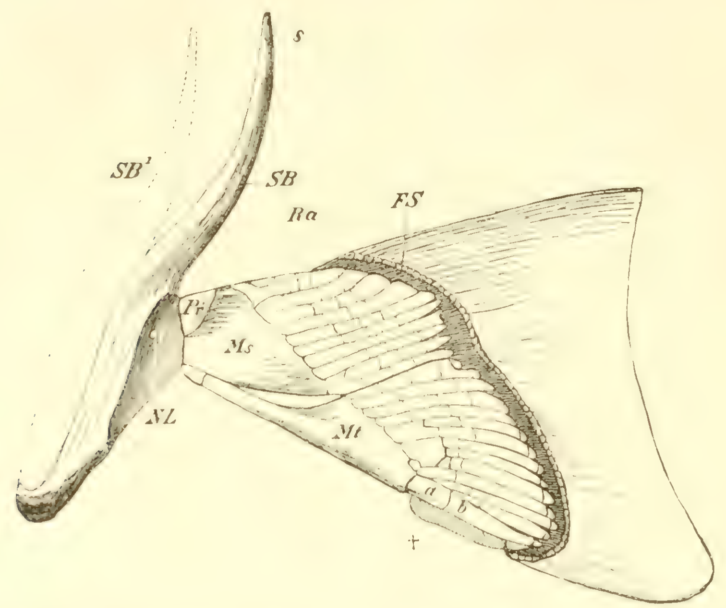


Fig. 104. Schultergürtel und Brustflosse von Heptanchus. *SB*, *SB*¹ Schultergürtel, bei *NL* von einem Nervenloch durchbohrt, *Pr*, *Ms*, *Mt* die drei Basalstücke der Flosse, das Pro-, Meso- und Metapterygium, *Ra* knorpelige Flossenstrahlen (Radien), *a*, *b* in der Achse des Metapterygiums liegende Radien, † jenseits der letzteren liegender Strahl (Andeutung eines biserialen Typus), *FS* durchschnittene Hornfäden.

Bei den Haien läuft die knorpelige Schulterspange dorsalwärts frei aus, bei Rochen dagegen steht sie mit der Wirbelsäule in Verbindung. In der Nähe der Anfügungsstelle für die Brustflosse finden sich typisch angeordnete Furchen und Nerven-Canäle, auf deren Bedeutung und Beziehungen zu dem Schultergürtel der Ganoiden und Teleostier zuerst Gegenbaur hingewiesen hat (s. d. Literaturverzeichniss).

[1]) Der knorpelig-knöcherne Schultergürtel der Dipnoër nimmt eine Mittelstellung ein zwischen demjenigen der Selachier und dem der Ganoiden. Nach Form und Lage besitzt er aber manches Eigenthümliche. Die oberhalb des Schultergelenkes liegende Partie (Pars scapularis) besitzt einen durchaus rudimentären Charakter, und der hier ursprünglich wohl sicherlich vorhandene Knorpel tritt nicht mehr in die Erscheinung. Es handelt sich nur noch um eine dünne Knochenlamelle. Der zweite, ungleich mächtigere Abschnitt (Pars coracoidea) stellt bei jüngeren Thieren (Protopterus) noch eine continuirliche Knorpelspange dar, welche mit ihrem Gegenstück ventralwärts vom Herzbeutel zu einer Masse zusammenfliesst. Die Uebereinstimmung mit den Selachiern liegt auf der Hand. Bei älteren Thieren kommt es in der Pars coracoidea zu einer immer stärkeren Knochenentwicklung, bezüglich deren ich auf pag. 153 meines Buches (Das Gliedmassen-Skelet) verweise.

Zwischen Protopterus und Ceratodus bestehen keine principiellen, sondern nur graduelle Unterschiede.

Bezüglich der Entwicklungsverhältnisse bei Selachiern kann ich auf die Fig. 105 und 106 verweisen. Erstere entspricht einem sehr jungen Stadium. In dem lappigen, die spätere freie Extremität andeutenden

Fig. 105. Querschnitt durch die Brustflossenanlage eines 9 mm langen Embryos von Pristiurus melanostomus. *Ch* Chorda dorsalis, *Co* Coelom, *CoE* Coelomepithel, *M* ventralwärts herabwachsendes Myotom, *RM* Rückenmark, *VE* Anlage der vorderen Extremität. Es handelt sich um eine bilateral symmetrische Hautfalte, welche von dichtem Mesoblastgewebe ausgefüllt wird und in deren Bereich die Epidermiselemente sich bedeutend vergrössern.

Fig. 106. Querschnitt durch die bereits knorpelige Anlage der Brustflosse von Pristiurus melanost. (Embryo von 27 mm Länge.) *BS* Blutsinus, *C* Pars coracoidea —, *S* Pars scapularis des Schultergürtels, *Co* Coelom, *D* Darm, *DS* Dottersack, MG^1 Müller'sche Gänge, welche bei *MG* von beiden Seiten verschmelzen, M^1, M^1 Anlage der Extremitätenmuskulatur, *PCR* Pericardialraum, *V*, *V* Venen, *VE* freie Extremität, welche in diesem Entwicklungsstadium mit dem Schultergürtel eine einheitliche Masse bildet.

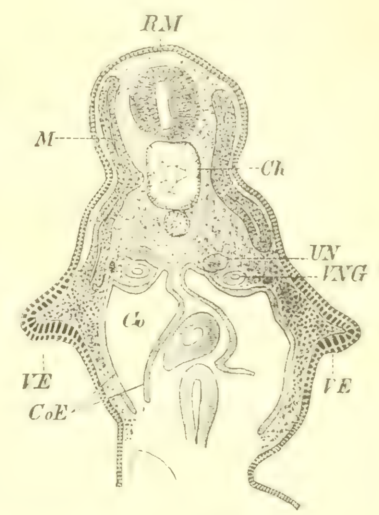


Fig. 105.

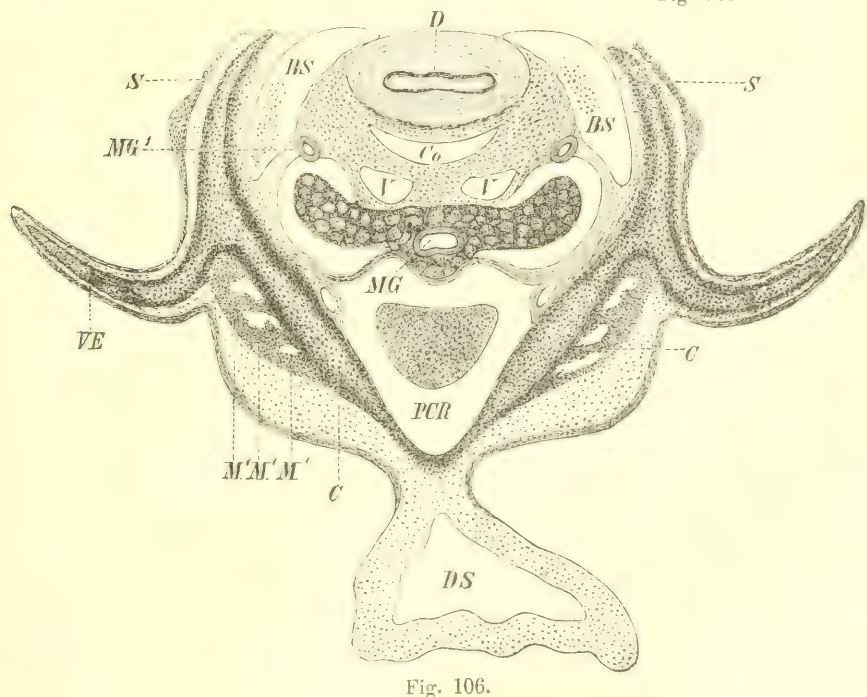


Fig. 106.

Auswuchs (*V E*) liegt noch indifferentes Mesoblastgewebe, über welchem sich die Epidermiszellen nachträglich erst stark in die Länge strecken. Von oben her sieht man die noch hohle Myotome gegen die Extremitäten-

anlage herabrücken. In einer späteren Periode, in welcher sich längst das skeletogene Gewebe differenzirt hat, hängt das knorpelige Skelet der freien Extremität mit demjenigen des Schultergürtels noch continuirlich zusammen. Die Herausbildung des Schultergelenkes erfolgt erst secundär, und dasselbe gilt für die Ganoiden und die Teleostier (Fig. 106, 107).

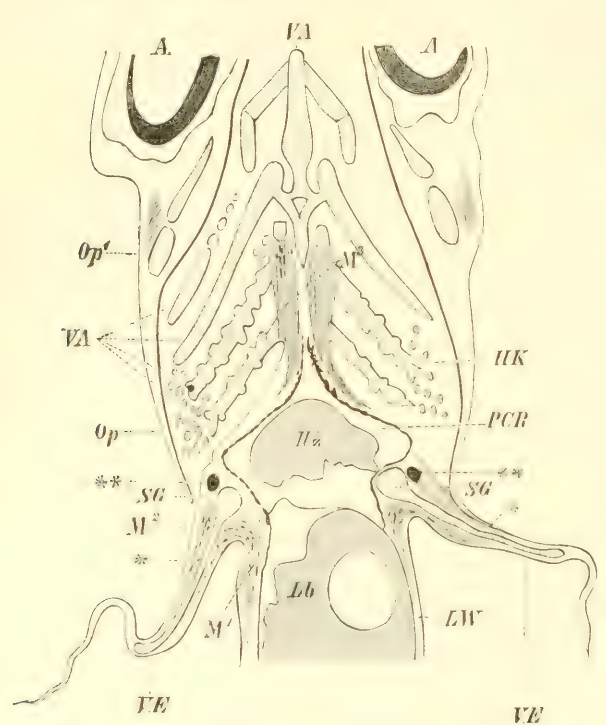


Fig. 107. Flächenschnitt durch die Kiemen-, Herz- und Schultergürtelregion von Thymallus vulgaris (Jugendstadium). *A*, *A* Augen, *Hz* Herz, *KH* Kiemenhöhle, *Lb* Leber, *LW* Leibeswand, M^1, M^2 Muskeln der Leibesdecken und der Extremitäten, M^3 Muskeln des Visceralskeletes, dessen ventraler Abschnitt bei *VA*, *VA* dargestellt ist, *Op*, Op^1 Operculum (Kiemendeckel), *PCR* Pericardialraum, *VE* Vorderextremität (Brustflosse), deren Knorpelskelet (*) mit dem knorpeligen Schultergürtel um diese Zeit noch eine continuirliche Masse ausmacht, ** knöcherner Abschnitt des Schultergürtels.

Im Gegensatz zu den Selachiern, wo die ventral liegenden, embryonalen Brustflossen ihre Richtung anfangs nach vorne, später aber nach hinten, aussen und abwärts nehmen, erscheinen dieselben bei Ganoiden und Teleostiern nach oben auf den Rücken verschoben und ragen steil dorsalwärts empor. Ein weiterer Unterschied beruht darin, dass es nicht mehr zu jener typischen Abgliederung von Muskelknospen kommt. Die Unterdrückung der ursprünglichen Verhältnisse ist hier auf mechanische Verhältnisse zurückzuführen, welche auf der mächtigen Dotteransammlung in der vorderen Rumpfgegend beruhen. Erst wenn die Dottermassen im Laufe der Entwicklung schwinden, kommt es zu einer allmählichen Lageverschiebung der Brustflossen nach der lateralen und ventralen Seite.

Wenn später bei Ganoiden und Teleostiern die eigentliche Skeletanlage in die Erscheinung tritt, so existirt bei ihnen, in ganz ähnlicher Weise, wie ich dies bei Selachier-Embryonen beschrieben und abgebildet habe (Fig. 106), eine Zeit lang ein einheitlicher hyalinknorpeliger Dreistrahl, welcher einerseits vom scapularen und coracoidalen Schenkel der Schulterspange, andererseits von dem damit verbundenen Skelet der freien Extremität gebildet wird (Fig. 109)[1].

[1]) Bezüglich des da und dort auftretenden „Spangenstückes“ muss ich auf meine Specialarbeit verweisen. Es stellt dies eine für gewisse Teleostier specifische, medianwärts vom eigentlichen Schultergürtel liegende Bildung (hyalin-knorpelige Platte) dar.

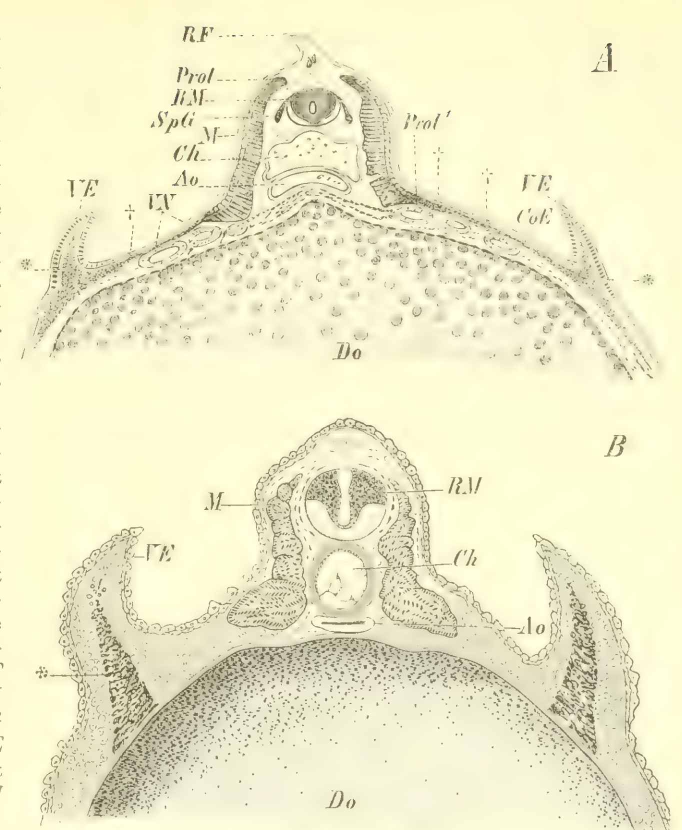


Fig. 108.

Fig. 108 **A.** Querschnitt durch die Brustflossenanlage eines 6—7 mm langen Embryos von Acipenser sturio. **B.** Dasselbe von einem Hechtembryo, kurz nach dem Ausschlüpfen. *Ao* Aorta, *Ch* Chorda, *CoE* Cölomepithel, *Do* Dotter, *M* Myotom, *Prol*, *Prol*[1] dorsale und ventrale Proliferationszone des Myotoms. Letztere zieht sich bei †, † in mesoblastisches Bildungsgewebe hinein, welches mit der centralen Mesoblastzone der Flosse (*) in directer Verbindung steht. *RF* Rückenflosse, *RM* Rückenmark, *SpG* Spinalganglien, *VE* vordere Extremität (Brustflosse), *VN* Vorniere.

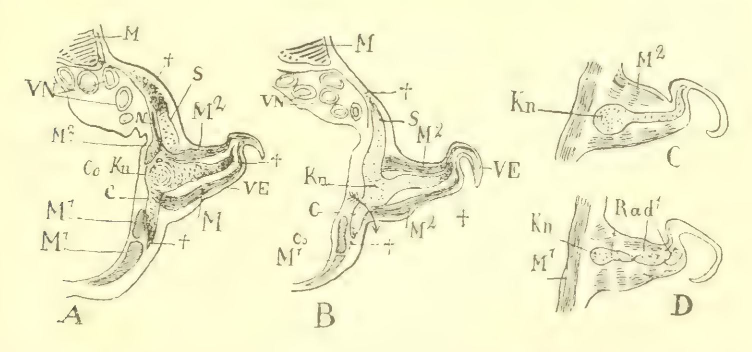


Fig. 109 **A—D.** Querschnitte durch die rechte Körperhälfte eines Embryos von Acipenser sturio. Die Schnitte beginnen bei **A** kopfwärts und schreiten bis **D** caudalwärts fort. *VE* Vorderextremität, *Kn* gemeinschaftliche Knorpelplatte für den Schultergürtel und die Basalplatte der Flosse, *S* Pars scapularis, *C* Pars coracoidea, *Rad*[1] Radien, *M* Myotom in seiner Basis getroffen, M^1 Muskeln der ventralen und seitlichen Körperwand, M^2 Muskeln der Flosse, *Co* Cölom, *VN* Vorniere, †† Proliferationszonen für Knorpelsubstanz, *N* Nerv. Der Pfeil in Fig. **B** bedeutet einen weiter caudalwärts den Schulterbogen durchbohrenden Nervencanal. Man vergleiche bezüglich der übereinstimmenden Formverhältnisse die Fig. 106, welche einen Querschnitt durch den Schultergürtel eines Selachierembryos darstellt.

So lassen sich für die Entwicklung der vorderen Extremität aller Fische folgende allgemeingiltigen Gesetze aufstellen: die erste Anlage erfolgt von der Peripherie aus, und der hier sich ent-

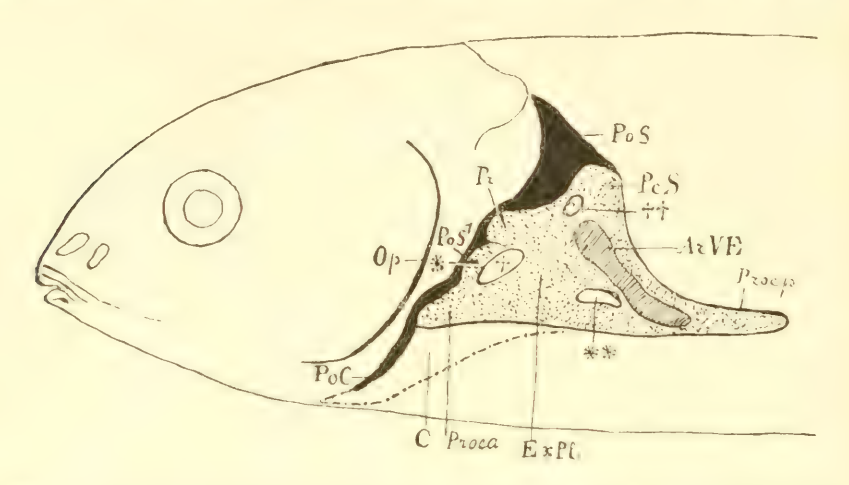


Fig. 110. Ein Reconstructionsbild der Schulter- und Brustflossenentwicklung der Teleostier. Linke Seite von aussen. *ExPl* Extremitätenplatte, von welcher sich später bei *ArVE* (= Articulationsstelle der vorderen Extremität) die Flossenradien abgliedern, *PcS* Processus cartilagineus scapulae, *PoS* Pars ossea scapulae, welche sich bei *PoS*[1] und *PoC* als Pars ossea der Clavicula und des Coracoids allmählich ventralwärts herabzieht, *Pr* Processus clavicularis der Extremitätenplatte. Derselbe wächst erst secundär bei * nach vorne und unten, und schliesst die zuvor unter ihm liegende Incisur zu einem Canal ab. Zwei andere Canäle liegen bei †† und **. Bei *Procp* und *Proca* liegt der stabartige Processus posticus und anticus der Extremitätenplatte. Bei *C* im Bereich der punktirten Linie wächst in einem späteren Entwicklungsstadium die Extremitätenplatte zu einem Processus coracoideus ventralwärts gegen das Pericard hinab, *Op* Operculum.

wickelnde Knorpel stellt den Vorläufer des fernerhin sich noch weiter differenzirenden Skelets der freien Extremität, d. h. der eigentlichen Brustflosse, dar. Jener Knorpel schiebt sich allmählich in die Rumpfwand ein und wächst bei Selachiern und Knorpelganoiden zunächst dorsalwärts zur Pars scapularis des Schultergürtels, etwas später erst ventralwärts zur Pars coracoidea resp. clavicularis (Sturio) aus. Bei vielen Selachiern und in den Jugendstadien der Dipnoër kommt es ventral von der Herzgegend zum Zusammenfluss von beiden Seiten, bei Ganoiden und Teleostiern wird derselbe nicht mehr ganz erreicht. Bei letzteren und theilweise auch schon bei Knorpelganoiden ging die dorsale (scapulare) Partie des Schultergürtels im Laufe der Phylogenese eine mehr oder weniger bedeutende Rückbildung ein, und an ihre Stelle trat eine directe, theils vom Perichondrium der knorpeligen Restpartie, theils vom Integument (Corium) ausgehende Knochenbildung. Dieselbe erscheint bei Teleostiern schon sehr früh, d. h. zugleich mit der Anlage der Knorpelpartien, bei Sturionen dagegen etwas später in der Ontogenese.

Amphibien.

Ein directer Anschluss an die Fische besteht nicht, dagegen ist der Schultergürtel aller höheren Wirbelthiere in demjenigen der Amphibien in seinen fundamentalsten Punkten bereits vorgebildet.

Stets handelt es sich um eine knorpelige resp. knöcherne, dorsal gelagerte Platte (**Scapula**), die sich seitlich am Rumpf herabkrümmt und dann, ventral umbiegend, in zwei Fortsätze, einen vorderen, oral gerichteten (**Clavicula**, das Procoracoid GEGENBAUR's), und einen hinteren, mehr caudalwärts gelagerten (**Coracoid**) auseinanderfährt (Fig. 111, **A**, **B** *S*, *Cl*, *Co*)[1].

Von einer Verbindung mit dem Schädel ist nirgends mehr die Rede, wohl aber erfolgt eine solche brustwärts mit dem Sternum, beziehungsweise (bei manchen Anuren) mit dem Omosternum. Dabei schieben sich die beiden Coracoidplatten in der ventralen Mittellinie dachziegelartig übereinander, oder legen sich ihre freien Ränder enge zusammen und verwachsen miteinander.

Ersteres gilt für die Urodelen (Fig. 113) und gewisse Anuren (z. B. für Bombinator und Hyla) (Fig. 115), letzteres ebenfalls für Anuren, wie z. B. für Rana (vergl. das Capitel über das Sternum). In beiden Fällen aber handelt es sich dabei noch um eine, im Gegensatz

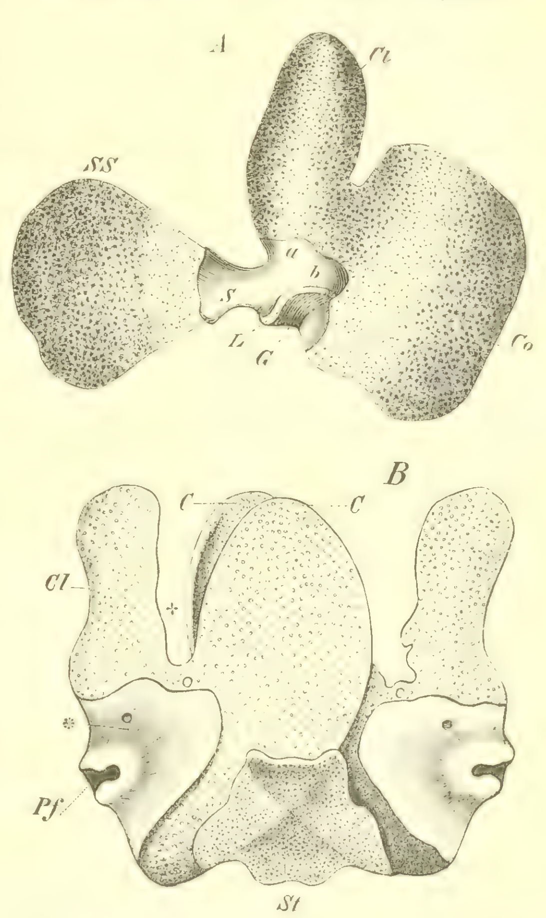


Fig. 111. **A** Schultergürtel von Salamandra mac. Rechte Seite, stark vergrössert und in einer Horizontalfläche ausgebreitet. *SS* Suprascapula, d. h. der nicht verknöcherte Theil des Scapulare, *S* Scapula, verknöchert, *Co*, *Cl* Coracoid, Clavicula, in welche sich knöcherne Fortsätze (*a*, *b*) hineinerstrecken, *G* Gelenkpfanne, von einem Limbus cartilagineus (*L*) umgeben. **B** Schultergürtel des Axolotls in situ, von der Ventralseite dargestellt. *Co* Coracoid, *St* Sternum, *, † Nervenlöcher. Im Uebrigen gelten die Bezeichnungen von Fig. A.

[1]) In Ausnahmefällen (Siren und Menopoma, bei beiden aber nicht constant) kann es durch theilweisen Zusammenfluss des Coracoids mit der Clavicula zu einer Fensterbildung kommen.

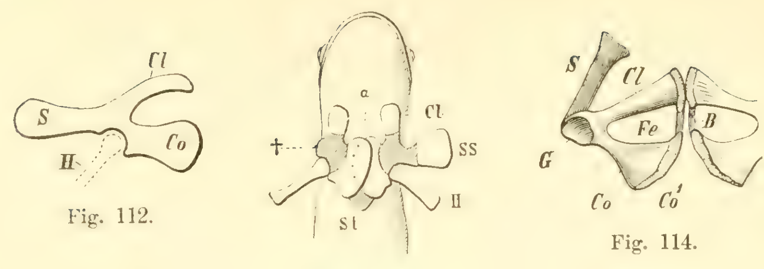


Fig. 112. Grundschema des Schultergürtels sämmtlicher Wirbelthiere von den Amphibien bis zu den Säugethieren. *S* Scapula, *Co* Coracoid, *Cl* Clavicula, *H* Humerus.

Fig. 113. Halbschematische Darstellung des Schultergürtels und des Sternums der Urodelen. *St* Sternum, *a* Vereinigungspunkt der beiden Caracoidplatten, *Cl* Clavicula, *SS* Suprascapula, die der linken Seite quer nach aussen geschlagen, † knöcherne Scapula, *H* Humerus.

Fig. 114. Schultergürtel einer Schildkröte, Ventralansicht. *S* Scapula, *Co* Coracoid, Co^1 Epicoracoid, *Cl* Clavicula, *B* fibröses, als integrirender Bestandtheil des Skeletes zu betrachtendes Band zwischen diesen beiden Stücken, *Fe* Fensterbildung zwischen ihnen, *G* Gelenkpfanne.

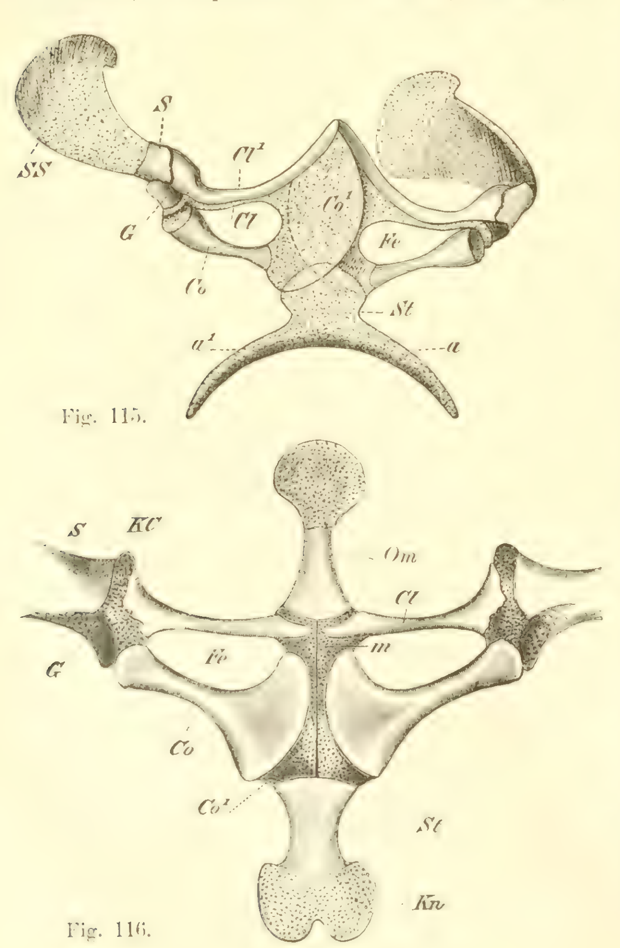


Fig. 115. Schultergürtel und Sternum von Bombinator igneus. *St* Sternum mit seinen beiden Ausläufern (a, a^1), *S* Scapula, *SS* Suprascapula, auf der linken Seite in situ, rechterseits horizontal ausgebreitet, *Co* Coracoid, Co^1 Epicoracoid, welches sich jederseits in den oberen Sternalrand einfalzt, *Cl* knorpelige, Cl^1 knöcherne Clavicula, *Fe* Fensterbildung zwischen Clavicula und Coracoid, *G* Gelenkpfanne für den Humerus.

Fig. 116. Ventraler Theil des Schultergürtels von Rana esculenta. *St* knöchernes, *Kn* knorpeliges Sternum, *S* Scapula, *KC* Knorpelcommissur zwischen letzterer und der Clavicula (*Cl*), *Co* Coracoid, Co^1 Epicoracoid, *m* Nahtverbindung zwischen beiden Epicoracoiden, *G* Gelenkpfanne für den Humerus, *Fe* Fensterbildung zwischen Coracoid und Clavicula, *Om* Omosternum.

zu den Urodelen, mehr transverselle Lagerung der Clavicula, beziehungsweise um einen Anschluss des freien (medialen) Endes derselben an das Coracoid, wodurch eine Rahmen- oder Fensterbildung zu Stande kommt. Zugleich tritt auch eine reichere, z. Th. perichondral entstehende Knochenbildung hinzu, wodurch der ganze Apparat ein festeres, solideres Gefüge erhält (Fig. 115, 116).

Reptilien.

Wie überhaupt im Skelet der **Reptilien**, so tritt auch in ihrem Schultergürtel das Knochengewebe in den Vordergrund. Das ursprünglichste Verhalten begegnet uns bei Schildkröten (Fig. 114), wo die Verhältnisse ohne Weiteres klar liegen und noch an Amphibien erinnern. Aehnliches gilt auch für Hatteria (vergl. auch Palaeohatteria).

Für die Saurier, wie z. B. die Lacertilier, gelingt es leicht, den ursprünglichen Typus festzustellen, nur zeigt sich hier die Clavicula dem übrigen Schultergürtel gegenüber insofern emancipirter, als sie sich in der Regel nicht mehr in knorpeliger Continuität mit demselben anlegt; doch ist nicht zu verkennen, dass ihr ursprüngliches, noch aus indifferenten Bildungszellen bestehendes Blastem mit der Scapula in directem Zusammenhang steht (Götte, Wiedersheim). Später besitzt die Clavicula übrigens keine knorpelige Grundlage, sondern verknöchert direct, und erscheint somit bei Reptilien als secundärer Knochen, welcher sich als schlanke Lamelle von der Scapula, wo sie

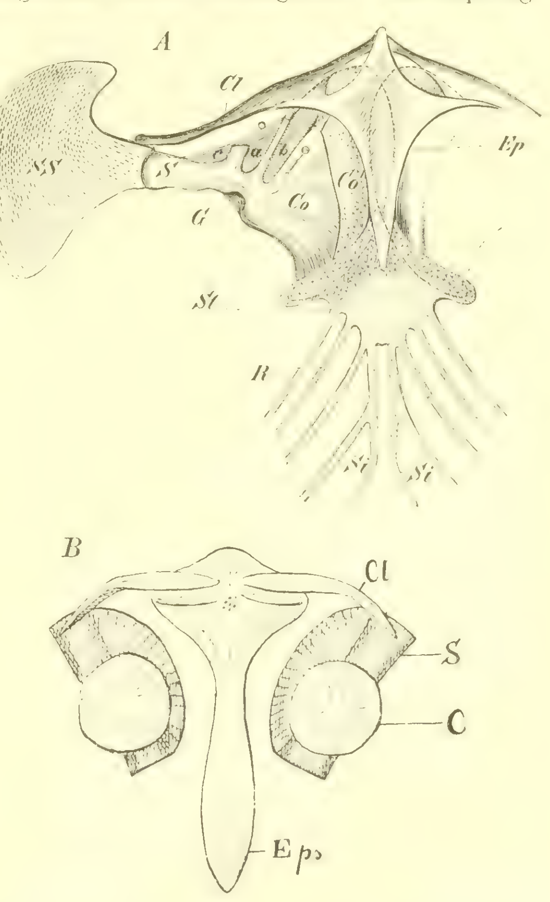


Fig. 117 **A.** Schultergürtel und Sternum von Hemidactylus verrucosus. *St* Sternum, *R* Rippen, *Si* Knorpelhörner (Sternalleisten), an welche sich die letzte Rippe anheftet, *SS* Suprascapula, *S* Scapula, *Co* Coracoid, *Co*[1] knorpeliges Epicoracoid, *Ep* Episternum, *a*, *b*, *c* durch Membranen verschlossene Fensterbildungen im Coracoid, *Cl* Clavicula, *G* Gelenkpfanne für den Humerus. **B** Schultergürtel von Palaeohatteria, nach Credner. Ventralseite. *S* Scapula, *C* Coracoid, *Cl* Clavicula, *Eps* Episternum.

durch Bindegewebe in einer Delle befestigt ist, zur Spitze des Episternalapparates herüber sich erstreckt.

Bezüglich des genaueren Verhaltens, wie namentlich in Beziehung auf die im Coracoid secundär auftretenden, durch fibröses Gewebe ausgefüllten Fensterbildungen verweise ich auf die Fig. 117, A.

Crocodiliern und Chamaeleonten fehlt eine Clavicula entweder vollständig oder ist sie nur in Rudimenten vorhanden. Dass sie jedoch bei den Crocodilen in früher embryonaler Zeit noch als ein directer hyalinknorpeliger Ast der Scapula auftritt, habe ich in meinem Werk über die Gliedmaassen aufs Deutlichste erwiesen.

Das Auftreten eines Schultergürtels bei zahlreichen fusslosen Reptilien (Scincoiden, Amphisbaenen) spricht für das frühere Vorhandensein von Extremitäten. Letztere können sogar in embryonaler Zeit noch auftreten, bilden sich aber dann vollständig zurück (Anguis fragilis).

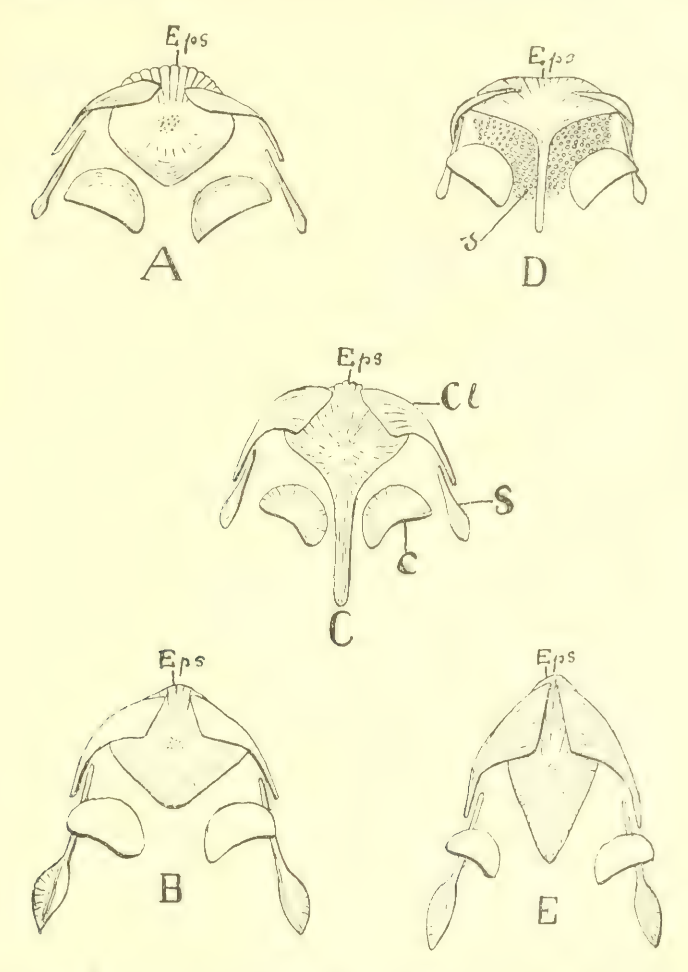
Durch die schönen Untersuchungen Credner's sind wir, worauf ich auch schon beim Sternum und Episternum hinzuweisen Gelegenheit hatte, in den Stand gesetzt, uns eine Vorstellung von dem Schultergürtel längst ausgestorbener Amphibien und Reptilien bilden zu können, und ich verweise zu dem Zwecke auf Fig. 118. Dieselbe stellt den Schultergürtel des alten Lurchgeschlechtes der Stegocephalen dar, welches einst die Sümpfe der carbonischen Zeit bevölkerte. Hier trat das Knochengewebe am Schultergürtel, im Gegensatz zu den heutigen Amphibien, viel mehr in den Vordergrund, wodurch der ganze Apparat einerseits eine viel grössere Solidität, andererseits aber zugleich den Habitus eines primitiven Reptilien-Schultergürtels erhielt. Es besitzen, mit anderen Worten, die Stegocephalen einen Schultergürtel, welcher zugleich mit anderen Zügen von gemeinsamen Ahnen her auf sie, sowie auf die Ursaurier und von diesen auf spätere Reptilien vererbt worden ist, während bei der Entwicklung gewisser Stegocephalen zu den modernen Urodelen die Tendenz zur Verknöcherung des Brust- und Schultergürtels fast vollständig schwand. Auf die vordere Hälfte der ventralen Fläche des bereits früher geschilderten Episternums kamen nun beiderseits die ebenfalls vielgestaltigen Claviculae zu liegen. Diese traten mit ihrem schlankeren, aufsteigenden Ende mit der Scapula in Verbindung. Das häufig noch Hautknochen-Sculptur besitzende Episternum und die Claviculae scheinen nach Credner als Hautknochen entstanden und erst secundär in das innere Skelet übernommen worden zu sein, ähnlich wie auch der ventrale Schuppenpanzer bei einigen Stegocephalen nach der Ansicht jenes Autors schon zum Bauchrippensystem geworden sein soll. Die Coracoide lagen nach hinten und etwas nach aussen vom Episternum; lateral von ihnen trifft man auf die Scapulae.

Was die Entwicklung des Schultergürtels bezw. der vorderen Extremität bei Amphibien und Reptilien anbelangt, so ist, wie nicht anders zu erwarten ist, der primitive Bildungsmodus, wie er uns bei Fischen (s. diese) noch entgegentritt, mehr oder weniger verwischt. Gleichwohl aber bestehen gewisse Anknüpfungspunkte, und zwar vor Allem an die Knorpelganoiden und an die Selachier. Jene Punkte betreffen z. B. den Knorpelreichthum, wie er bei Amphibien[1]) und zwar nicht nur während der

[1]) Bei den Anuren übt der Kiemensack, innerhalb dessen die knospenartige Wucherung der Leibeswand vor sich geht, auf die Richtung der Extremitätenanlage einen gewissen (mechanischen) Einfluss aus (vgl. Taf. XIV und XV meines Werkes über die Gliedmassen der Wirbelthiere).

Ontogenese, sondern in der Regel zeitlebens noch vorliegt, ferner das in der Ontogenese nicht selten mit dem knorpeligen Schulterbogen noch verschmelzende proximale Humerus-Ende (Fig. 119, B, C).

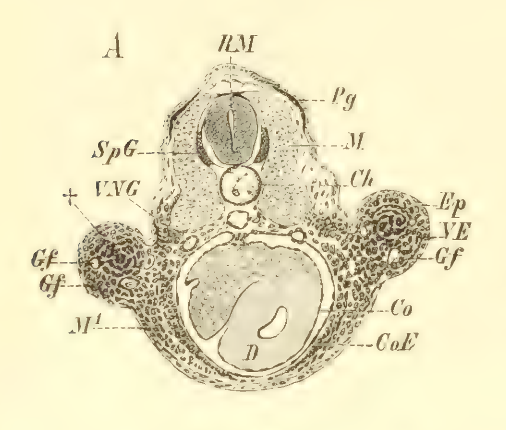
Dies weist auf eine Zeit zurück, wo auch noch bei den Vorfahren der heutigen Urodelen das Skelet der freien Extremität und dasjenige

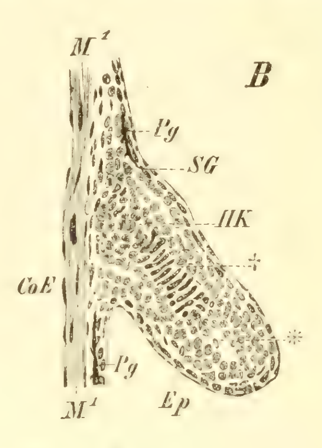


Figur 118 **A—E**. Schultergürtel von Stegocephalen (Ventralseite). Nach H. Credner. **A** Branchiosaurus $^3/_1$, **B** Pelosaurus $^2/_1$, **C** Discosaurus $^2/_1$, **D** Hylonomus $^2/_1$, **E** Archegosaurus circa $^1/_4$ der natürl. Grösse. *Eps* Episternum, *Cl* Clavicula, *S* Scapula, *C* Coracoid. — Diese Bezeichnungen lassen sich von der Figur **C** leicht auf die übrigen übertragen. *s* Kalkpflaster im Sternum oder im Knorpel des Coracoids.

des Schultergürtels eine einheitliche Masse ausmachten, wobei es erst secundär (durch Einschmelzung) zur Herausbildung eines Schultergelenkes kam. Solche Verschmelzungen kommen bei Urodelen-Larven auch vorübergehend im Bereich des embryonalen Carpus, Tarsus und der Phalangen vor und fallen meiner Ansicht nach ebenfalls unter einen atavistischen Gesichtspunkt (vergl. mein Buch über das Gliedmassenskelet).

Während nun aber das Skelet der freien Flosse aus einer Mehrheit von Gliedern oder Strahlen (Radien) besteht (polymerer Charakter), legt sich das basale oder proximale Skeletstück der vorderen wie der hinteren Extremität von den Amphibien an bei allen terrestrischen Vertebraten als eine einheitliche Masse an. Stets aber kommt





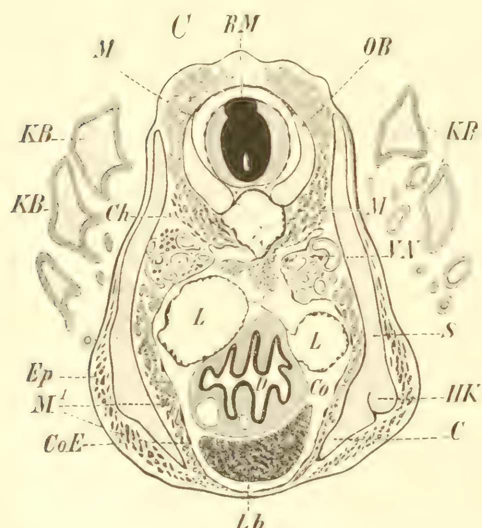


Fig. 119 A. Querschnitt durch eine 12 mm lange Larve vom Axolotl. Extremitätenanlage. B Flächenschnitt durch die rechte vordere Extremität einer 8 mm langen Larve von Triton alpestris. C Querschnitt durch den Schultergürtel eines 13 mm langen Embryos von Triton helveticus. *C* Coracoid, *Ch* Chorda, *Co* Cölom, *CoE* Cölomepithel, *D* Darm, *Ep* Epidermis, *Gf* Gefässe (im Querschnitt) der knospenartig vorragenden Anlage (*VE*) der Vorderextremität, *HK* Humeruskopf, mit dem Schultergürtel eine Masse bildend. In Fig. B ist der Humerus im Vorknorpelstadium (†) bereits angelegt und bildet mit dem Schultergürtel *SG* noch eine einheitliche Masse; bei * liegt eine helle (Lymph-) Spalte (in derselben Figur); *Kb*, *Kb* Kiemenbüschel, *L*, *L* Lungen, *Lb* Leber, *M* Stammzone der Muskeln (Myotome), M^1 ventrale Zone der Seitenrumpfmuskulatur, *OB* obere Bogen, *Pg* Pigment, *RM* Rückenmark, *SpG* Spinalganglion, *VNG* Vornierengang, *VN* Vorniere, *S* Pars scapularis des Schultergürtels.

auch in der freien Gliedmasse der terrestrischen Vertebraten, nachdem einmal eine wulstartige, von mesodermalem Bildungsgewebe erfüllte Vortreibung an der Rumpfwand[1]) erfolgt ist (Fig. 119, A), die Skeleto-

[1]) In sehr früher Entwicklungszeit liegt die Extremitätenknospe bei Anuren ungleich weiter nach vorne als bei Urodelen, d. h. sie liegt dort im Bereich des Vagus und der Ohrkapsel.

genese zuerst in Gang, um sich dann, wenn die Extremitäten schon Knospen- oder stummelartige, lateral- und dorsalwärts gerichtete[1]) Anhängsel darstellen, erst secundär behufs Bildung des Schultergürtels in die Rumpfwand hinein fortzusetzen (Fig. 119, B). Mit anderen Worten — und ganz dieselben Gesichtspunkte ergeben sich auch für Reptilien, Vögel und Säuger, und sie gelten auch ebenso gut bei allen Vertebraten für die hintere Extremität — es handelt sich um ein festes, die ganze Vertebraten-Reihe beherrschendes Gesetz, dass der Anstoss zur Entwicklung des Gliedmassenskeletes stets von der Peripherie ausgeht, und dass sich die centralen (Gürtel-) Theile erst secundär unter dem formativen Einfluss der freien Gliedmasse entwickeln (Wiedersheim).

Was speciell die Anlage des Schultergürtels betrifft, so entsteht bei allen terrestrischen Wirbelthieren, von den Amphibien an aufwärts, stets zuerst die die Vorniere lateralwärts umgreifende Pars scapularis, und darauf wächst aus mechanischen Gründen (dehnbare, von voluminösen Eingeweiden erfüllte Bauchdecken) erst verhältnissmässig langsam die Pars coracoidea nach abwärts gegen die ventrale Mittellinie vor, um sich in das erst viel später auftretende Sternum einzufalzen. Als letztes Gebilde entsteht die Clavicula vom Schulterbogen aus; sie stellt die phyletisch jüngste Erwerbung desselben dar. Bei den geschwänzten Amphibien geht die Entwicklung der vorderen Extremität derjenigen der hinteren stets voraus.

Bei Amnioten kommt es während der Ontogenese nicht mehr zum Zusammenflusse des proximalen Humerus-Endes mit dem Schultergürtel, sondern beide verknorpeln selbständig. Bei Eidechsen betheiligen sich acht Myotome [bei Amphibien sind es immer sehr wenige] am Aufbau der vorderen Extremität; das vorderste ist in der gesammten Myotomen-Reihe das sechste, die fünf vordersten strahlen in die Zungenanlage ein.

Von jenen acht Muskelknospen, welchen sich später (wahrscheinlich durch secundäres Auswachsen) noch ein Zuzug des zur Zungenanlage in Beziehung stehenden Muskelstranges aus den ersten fünf Somiten beigesellt, gehen nur die vier oder fünf hintersten in die eigentliche Extremitätenmuskulatur ein, die drei bis vier vordersten verbreiten sich in die Halsgegend.

Am Aufbau der hinteren Extremität betheiligt sich das 27. oder 28. bis 31.—32. Myotom.

An den zwischenliegenden Myotomen treten weder bleibend noch vorübergehend Bildungen auf, die mit den Extremitätenknospen gleichgestellt werden können.

Vögel.

Bei Vögeln stellt die Scapula eine dünne, schmale, oft sehr weit nach hinten reichende Knochenlamelle dar, welche zuweilen eine schwertförmige Gestalt besitzt. Von der Scapula ist das den kräf-

---

[1]) Auch bei Sauriern und Cheloniern sind die Extremitätenknospen noch dorsal- und etwas rückwärts gerichtet und erscheinen noch auf den Rücken neben der Stammzone des Rumpfes gelagert. Beim Crocodil und den übrigen Amnioten liegen sie weiter ventral und neigen sich nach abwärts.

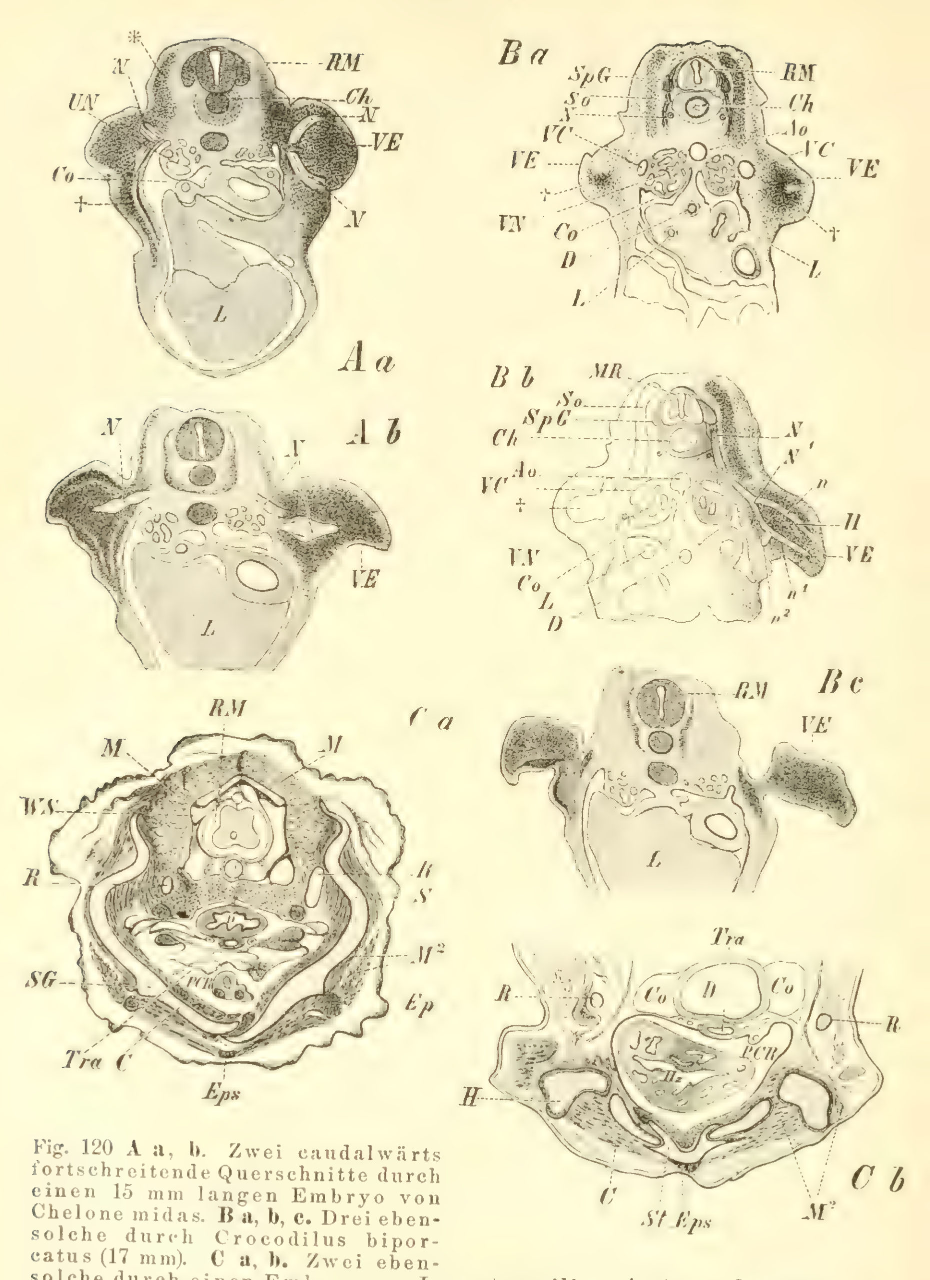


Fig. 120 **A a**, **b**. Zwei caudalwärts fortschreitende Querschnitte durch einen 15 mm langen Embryo von Chelone midas. **B a**, **b**, **c**. Drei ebensolche durch Crocodilus biporcatus (17 mm). **C a**, **b**. Zwei ebensolche durch einen Embryo von Lacerta agilis. *Ao* Aorta, *C* Coracoid, *Co* Cölom, *Ch* Chorda, *D* Darm, *Ep* Epidermis, *Eps* Episternum, *H* Humerus, *Hz* Herz, *L* Lunge, M^2 Extremitätenmuskeln, *M*, * Stammmuskeln, *N*, N^1, *n*, n^1, n^2 Nerven, *PCR* Pericardialraum, †, † Mesoblastgewebe von indifferentem Charakter im Innern der Extremitätenknospen, *SpG* Spinalganglien, *RM* Rückenmark, *So* Somiten, *VC*, *VC* Vena cardinalis anterior, *VE* Extremitätenknospe, *VN* Vorniere, *UN* Urniere, *WS* Wirbelsäule, *R*, *R* Rippen, *SG* Gegend des Schultergelenks, *Tra* Trachea, *S* Pars scapularis des Schultergürtels, *St* Sternum, in welches sich die Coracoidränder einfalzen.

tigsten Knochen der Schulter darstellende Coracoid[1]) unter scharfer Knickung ventral- und caudalwärts abgebogen und ist mit seinem hinteren Ende in einen Falz am oberen Sternalrand fest eingelassen. Das vordere Ende betheiligt sich am Aufbau der Gelenkpfanne für den Humerus.

Bei allen Flugvögeln (Carinaten) ist die als Deckknochen auf einem vom Vorderende des primären Schultergürtels ausgehenden Knorpelstreifen[2]) sich bildende Clavicula wohl entwickelt und fliesst mit ihrem Gegenstück zur sog. Furcula zusammen. Letztere zeigt eine, in Anpassung an das Fluggeschäft ausserordentlich verschiedene Grösse und Gestalt und kann auch eine mehr oder weniger starke, vom sternalen Ende ausgehende Rückbildung resp. einen Schwund erfahren (Dromaeus, Casuarius, Rhea, Struthio, Apteryx, einige Psittaci u. a.). (Ueber ihre Lagebeziehungen zum übrigen Schultergürtel und zum Sternum vgl. Fig. 121.)

Die von Faserknorpel ausgekleidete Gelenkgrube für den Humerus wird von der Scapula und dem Coracoid gemeinschaftlich gebildet. Letzterem fällt dabei in der Regel der Hauptantheil zu.

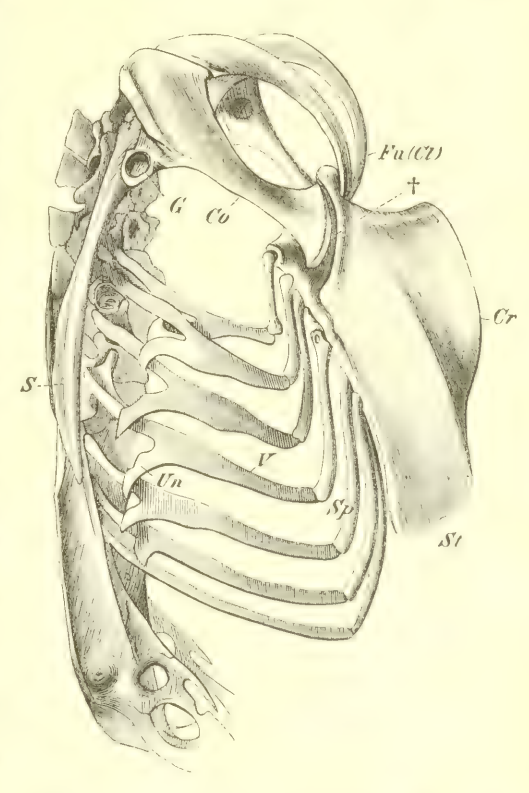


Fig. 121. Rumpfskelet eines Falken. *S* Scapula, *G* Gelenkfläche derselben für den Humerus, *Co* Coracoid, welches mit dem Sternum (*St*) bei † gelenkig verbunden ist, *Fu* (*Cl*) Furcula (Clavicula), *Cr* Crista sterni, *V* vertebraler —, *Sp* sternaler Abschnitt der Rippen, *Un* Processus uncinati.

Das obere, vordere Ende der Scapula springt bei Carinaten als Acromion stark vor und ist häufig mit der Clavicula verbunden. Das hintere Ende der Scapula verknöchert am spätesten und kann wohl bei einigen Vögeln (den meisten Ratiten, Podi-

---

[1]) Das gefensterte Coracoid des afrikanischen Strausses zeigt Beziehungen zu demjenigen der Chelonier und gewisser Saurier. Ein „Procoracoid" ist bei Ratiten deutlicher ausgeprägt als bei Carinaten, wo es rückgebildet oder ganz geschwunden ist. Bei den Carinaten steht das relativ mächtiger entwickelte Coracoid auf höherer Differenzirungsstufe. Dies gilt namentlich für den die laterale Portion der Clavicula stützenden Fortsatz (Spina coracoidea, „Acrocoracoid"). Dieses Acrocoracoid bildet ein wichtiges differential-diagnostisches Merkmal für Carinaten und Ratiten (Fürbringer).

[2]) Der Knorpelstreifen ossificirt bei der weiteren Entwicklung selbst und dient der fortschreitenden secundären Verknöcherung als Grundlage.

ceps, einzelnen Steganopoden), selbst noch im ausgewachsenen Zustand knorpelig bleiben.

Bei directer Berührung [d. h. falls es sich nicht um dazwischen liegende Bänder oder Membranen handelt] von Clavicula und Sternum kann es zwischen beiden zu einer Amphiarthrose oder sogar zu einer Synostose kommen (Fürbringer).

Unter allen Wirbelthieren sind bei den Vögeln die Verschiebungen (Wanderungen) der vorderen Extremität längs des Rumpfes im höchsten Grade ausgebildet. Individuelle und einseitige (antimere) Variirungen ihrer Lage treten dabei durchaus nicht selten auf. Von den ältesten Formen ausgehend, ist diese Verschiebung in distaler Richtung erfolgt, doch können auch proximalwärts gerichtete Bewegungen geringeren Grades sich finden, die z. Th. individueller Natur sind, z. Th. auch bei manchen Gattungen mit sich rückbildenden Flügeln auftreten. Mit der distal gerichteten Wanderung der Extremität vollziehen sich metamerische Umbildungen des sie versorgenden Plexus brachialis, und gleichzeitig werden cervico-dorsale Uebergangsrippen zu cervicalen Rippen, woraus eine Verlängerung des Halses resultirt. Dass dabei auch eine Veränderung der Extremitäten- oder Rumpfmuskulatur in Betracht kommt, ist selbstverständlich (Fürbringer).

Säugethiere.

Unter den Säugethieren erstreckt sich das Coracoid nur noch bei Monotremen, welche überhaupt in ihrem Schultergürtel primitive Verhältnisse bewahrt haben, brustwärts bis zum Sternum (vergl. Fig. 67), bei allen übrigen erfährt es eine starke Rückbildung. Immerhin aber tritt es noch auf in Form eines besonderen, am Aufbau der Schultergelenkpfanne sich betheiligenden Ossificationscentrums. Jener Fortsatz, den man als Processus coracoideus oder Rabenschnabelfortsatz bezeichnet, scheint dem letzten Rudiment eines Epicoracoids zu entsprechen (Howes).

So wird hier die Scapula allmählich zum alleinigen Träger der Extremität; zugleich erfährt sie eine stärkere Verbreiterung und entwickelt, im Zusammenhang mit der immer mehr sich differenzirenden Extremitätenmuskulatur, auf ihrer Dorsalseite eine kräftige Leiste (Spina scapulae), die lateralwärts in das sogen. Acromion ausläuft. Beide sind als ein neuer Erwerb, in Anpassung an die immer reicher sich differenzirende Muskulatur, aufzufassen. Mit dem Acromion verbindet sich das laterale Ende der Clavicula, während das mediale mit dem oberen Rand des Sternums in Gelenkverbindung tritt.

Bei Säugethieren, deren vordere Extremitäten sich einer mannigfaltigen und freien Beweglichkeit erfreuen, gelangt die Clavicula zu besonders starker Entwicklung. Bei anderen, wie z. B. bei Ungulaten, fehlt sie gänzlich, kann aber ontogenetisch (vorübergehend) noch auftreten (Schaf). Bei Carnivoren können rudimentäre, functionslos gewordene Schlüsselbeine das ganze Leben hindurch persistiren. In der Regel ändern sich aber dann auch die Lagebeziehungen zur Scapula.

8. Beckengürtel.

Fische.

Den ersten, wenn ich so sagen darf, schüchternen Versuch zu einer Beckenanlage machen, wie ich mich überzeugt habe, die **Knorpelganoiden**, doch herrscht hier eine, wie es scheint, sogar noch individuell waltende Inconstanz. Es handelt sich dabei um zwei kleine, eventuell verkalkende oder gar verknöchernde Skeletstückchen (Beckenplatte, WIEDERSHEIM), welche sich jederseits von dem schlanken proximalen Ende jenes Skelettheiles abgliedern, welchen einige Autoren bisher als Basale metapterygii (Metapterygium), andere als Becken bezeichnet haben. Diese beiden Anschauungen sind nicht correct, insofern jener Skelettheil, wenn es, wie z. B. bei der grösseren Zahl von Exemplaren von Polyodon folium (Spatularia) (Fig. 122, *a*, *b*, *b*¹) oder bei Acipenser (Fig. 122, *c*), zu keiner weiteren Differenzirung desselben kommt, zweierlei Elemente enthält, nämlich das Basale metapterygii **plus** Beckenplatte, welch letztere in dem vorliegenden Falle sozusagen noch im Latenzstadium verharrt. Ganz dasselbe gilt auch für die uralten Formen **Pleura-** und **Xenacanthus**, und unter denselben Gesichtspunkt fallen auch die **Teleostier**, sowie die recenten **Knochenganoiden** Lepidosteus und Amia.

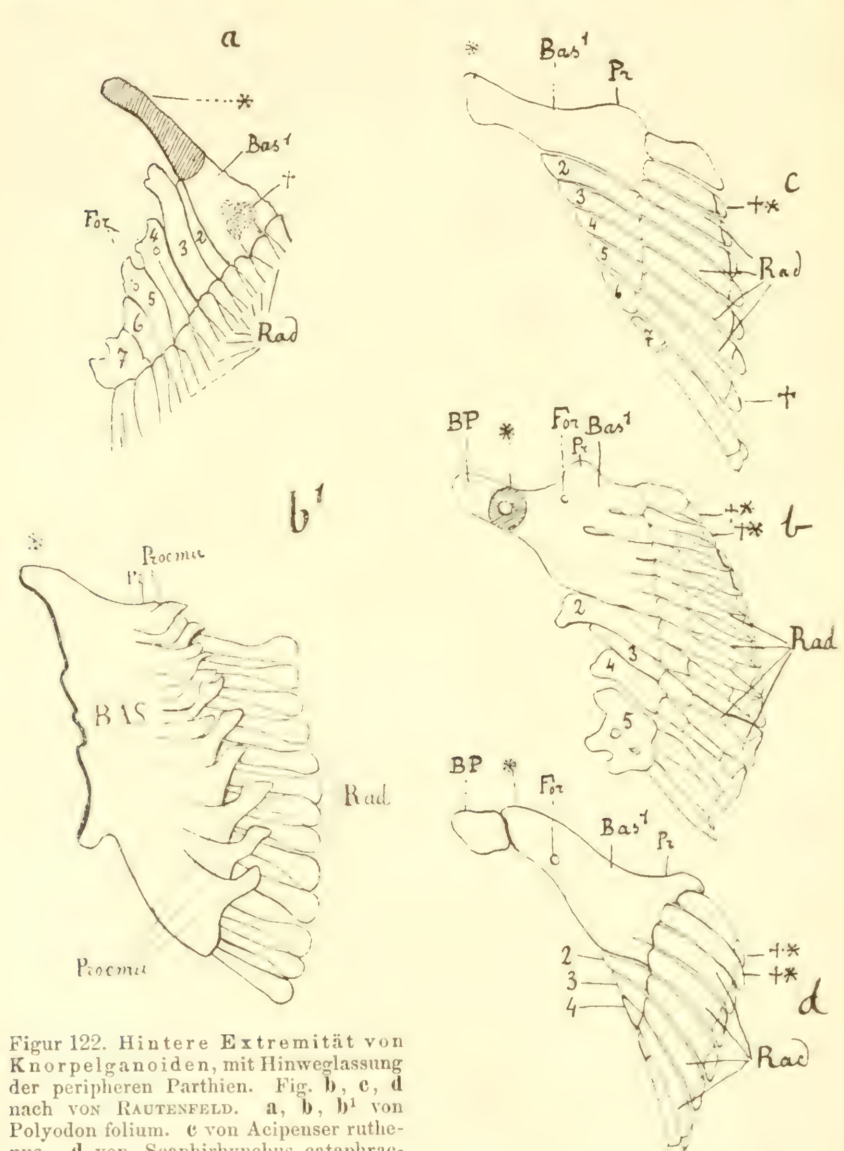
Immerhin erheischen die beiden letzteren, sowie die Knochenfische eine vorsichtige Beurtheilung, da sich aus dem Umstand, dass sich in der Ontogenese derselben keine Beckenanlage bemerklich macht, nicht mit Sicherheit erkennen lässt, ob nicht ihre Vorfahren doch vielleicht eine solche besessen haben.

Am deutlichsten abgegliedert zeigt sich die Beckenplatte bei Skaphirhynchus cataphractus (Fig. 122 *d*, bei *BP*); doch erscheint auch bei Polyodon folium in einzelnen Fällen der Differenzirungsprocess bereits eingeleitet (Fig. 122, *b* bei * und *BP*).

Bei **Polypterus**, dem letzten Ueberbleibsel des aus dem Devon stammenden uralten Crossopterygiergeschlechtes, ist bereits ein Fortschritt des Beckens den Sturionen gegenüber zu constatiren (Fig. 123). Offenbar benöthigen die Bauchflossen des Polypterus eine solidere Befestigung in der Rumpfwand, und diese wird dadurch erreicht, dass sich die vom proximalen Theil des Basale abgegliederte Beckenplatte nicht, wie bei Skaphirhynchus einfach über ihr Gegenstück hinwegschiebt, sondern dass es zu einer mehr oder weniger soliden Verwachsung beider Beckenplattenhälften in der Mittellinie kommt. Bezüglich dieses Punktes wie auch hinsichtlich der nicht ganz oder nur einseitig durchgeführten Abgliederung der Beckenplatte vom Basale metapterygii verweise ich auf die Fig. 123 *a*, *c*, *d*, *e*. Das Ganze macht einen rudimentären, gleichsam noch unfertigen Eindruck, trotzdem aber sieht man bei aufmerksamer Betrachtung in der zu einem einheitlichen Organ zusammengeflossenen Beckenplatte von Polypterus, wie sie sich z. B. auf Fig. 123, *e*, bei *BP* darstellt, das Dipnoër- und Amphibienbecken bereits in seinen Umrissen vorgebildet (vergl. die betr. Fig.).

Wie verhält es sich nun mit dem Becken der **Selachier**? — Dass dasselbe, wie die ganze Fischgruppe der Selachier, ein sehr hohes

Alter besitzt, ist selbstverständlich; allein ich glaube nicht, dass es in die Entwicklungsreihe jenes Beckentypus direct hineingehört, welcher zu den Amphibien hinführt. Es hat sich schon sehr früh davon abgezweigt, und differenzirt sich weiterhin gegen die Rochen und



Figur 122. Hintere Extremität von Knorpelganoiden, mit Hinweglassung der peripheren Parthien. Fig. b, c, d nach VON RAUTENFELD. a, b, b¹ von Polyodon folium. c von Acipenser ruthenus. d von Scaphirhynchus cataphractus. *Rad* Radien, †* secundäre Radien, *Bas*¹ vorderstes (proximales) Basale, von welchem sich in Figur b und d eine Beckenplatte *BP* abgegliedert hat, * proximalwärts sich erstreckender Fortsatz von *Bas*¹, † von Gallert erfüllter Hohlraum in *Bas*¹, *2—7* die weiter nach hinten (distalwärts) liegenden Basalia, z. Th. von Nervenlöchern *For* durchbohrt, *BAS* Basale commune mit 13 Processus musculares (*Procmu*), *Pr* Propterygium(?) (Praepubis?)

Chimären, erzeugt verhältnissmässig frühe schon einen an der seitlichen Rumpfwand sich emporerstreckenden Theil, den man als Pars iliaca bezeichnet, wächst stark in die Quere, wird von Nerven durchbrochen, lauter Eigenschaften, die, wie ich gleich zeigen werde, bei dem ungleich primitiveren Ganoiden- und Dipnoërbecken nicht, bezw. noch nicht existiren, und die für eine besondere Entwicklungs-

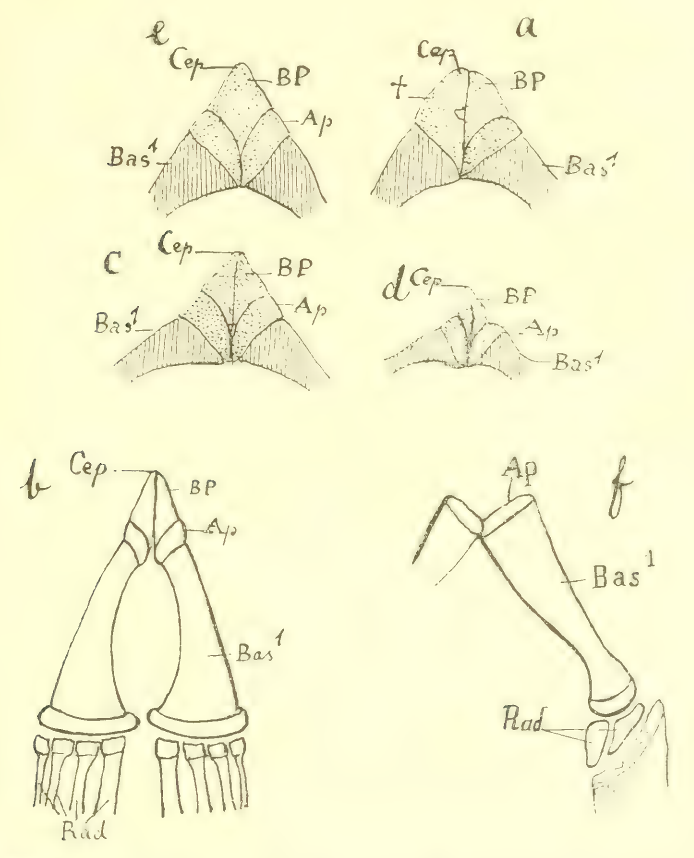


Fig. 123 a—e. Proximaler Abschnitt der Bauchflosse von Polypterus f. Derselbe von Amia calva. a von einem 27 cm langen Exemplar, b und c von einem 25 cm langen Exemplar, d von einem 18 cm langen Exemplar, e von einem 28 cm langen Exemplar. *Bas*[1] Basale, *Ap* proximale Apophyse des Basale, *BP* Beckenplatte in verschiedenen Graden ihrer Differenzirung, *Rad* Radien, † Beckenplatte in der Differenzirung begriffen, *Cep* Epipubis. Nach der Abbildung von Amia calva (f) lassen sich auch die Teleostier leicht verstehen; sie bedürfen keiner eigenen Illustration.

richtung sprechen, welche nicht auf das ursprünglich sehr schmale, in antero-posteriorer Richtung lang ausgezogene, und mit einem schlanken Epipubis versehene Amphibienbecken hinweisen. Gleichwohl aber nehme ich keinen Anstand, das Selachierbecken mit dem ventralen, ältesten Beckentheil der Amphibien, d. h. mit dem Ischiopubis, in gewissem Sinne wenigstens, für homolog zu erklären, und einem solchen entspricht selbstverständlich — allerdings wieder mit einer bestimmten

Einschränkung — auch das Ganoiden- und Dipnoërbecken. Mit diesen Einschränkungen will ich ausdrücken, dass das Selachierbecken in seinen seitlichen Bezirken mehr, das Ganoiden- und Dipnoërbecken aber durch das Fehlen derselben noch weniger besitzt, als das Amphibienbecken. Aus diesem Grund kann es sich in den betreffenden Fällen auch noch nicht um eine reine Homologie des Hüftgelenks handeln.

In Ausnahmefällen, wie z. B. bei Triakis semifasciatus (Mustelide) und den Holocephalen, stellt die Querspange des Beckens keine einheitliche Bildung dar, sondern erscheint in der Medianlinie durch fibröses Gewebe unterbrochen. Am vorderen Rande der Spange erhebt sich bei verschiedenen Selachiern in wechselnder Stärke ein Fortsatz, den ich als erste Andeutung des bei anderen Vertebraten sehr typisch werdenden Processus epipubicus auffasse. Seitlich davon erhebt sich rechts und links der Processus praepubicus, dem wir bei anderen Wirbelthieren (Dipnoër, Amphibien, Reptilien, Säuger) wieder und zwar in viel gewaltigerer Entwicklung begegnen werden (Fig. 124 *PP*).

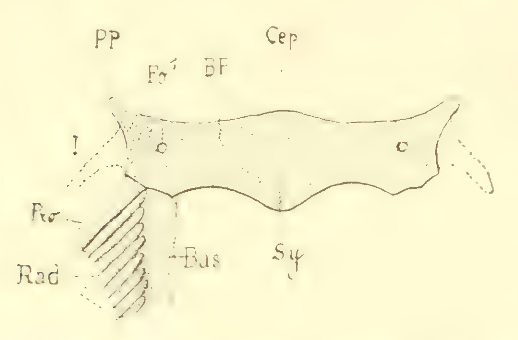


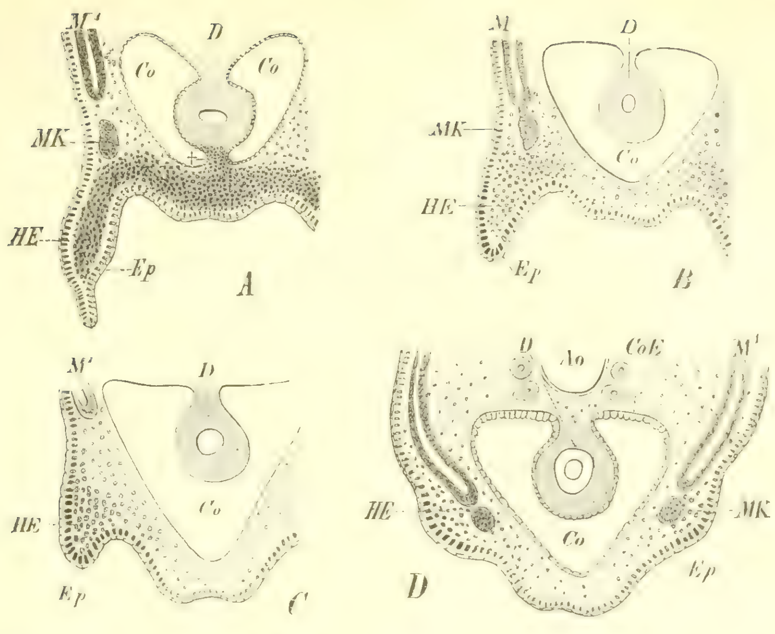
Fig. 124. Typus des in allen seinen Theilen ausgebildeten Selachierbeckens von der Ventralseite. *BP* Beckenplatte (Ischio-Pubis). *I* Processus iliacus, *PP* Processus praepubicus, *Cep* Processus epipubicus, *Sy* Gegend der Symphysis ischio-pubica, *Fo*¹ Foramen obturatorium, *Bas*, *Pro*, *Rad* Basale, Propterygium und Radien der Bauchflosse.

Während der Processus iliacus bei Squaliden in der Regel nur eine untergeordnete Rolle spielt und offenbar erst in Ausbildung begriffen ist, erreicht derselbe bei Holocephalen eine recht stattliche Grösse. Stets aber bildet bei allen Selachiern die ventrale Querspange, die ich auch hier als Beckenplatte bezeichnen will, die Hauptsache. Dieselbe zeigt in antero-posteriorer Richtung eine sehr wechselnde Ausdehnung und wird bald von wenigen, bald von zahlreichen Nerven durchbohrt.

Was nun die Entwicklung des Beckens, bezw. des gesammten Bauchflossenskeletes der Fische anbelangt, so handelt es sich, was die ersten Anfänge betrifft, um ganz dieselben Vorgänge, wie ich sie bei der Brustflosse bereits geschildert habe (Ansammlung von Mesoblastgewebe, Erhöhung des darüber liegenden Hautepithels, wulstartiges Hervortreten der Leibeswand, Herabwachsen der Myotome und Abschnürung von Muskelknospen, welche zu der Extremitätenanlage in Beziehung treten) (vgl. Fig. 125).

Sehr frühe schon tritt im Innern der Extremitäten-Anlage eine Anzahl von neben einander liegenden, proximalwärts leicht convergirenden Knorpelstäbchen („Radien") auf, welche in besonders klarer Weise bei Sturionen und gewissen Selachiern zur Anschauung gebracht werden können.

Jene Knorpelstäbchen verwachsen später mit ihren proximalen Enden in der Richtung von vorne nach hinten, und werden so schliesslich zu



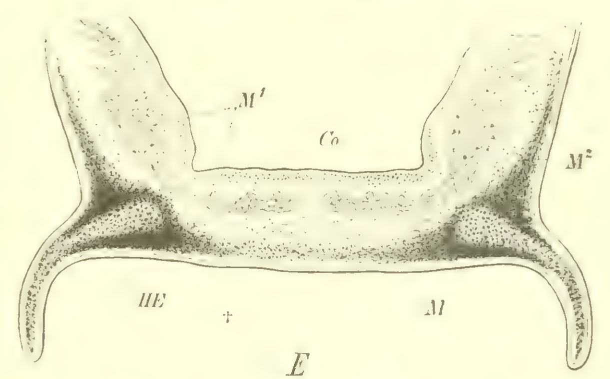


Fig. 125 **A—D**. Anlage der Hinterextremitäten von Scyllium canicula (30 mm). **E** von Pristiurus melanostomus. Die Querschnitte gehen vom Schwanz aus kopfwärts. *Ao* Aorta, *Co* Cölom, *CoE* Cölomepithel, *D* Enddarm, *Ep* Epidermis, welche sich an der Stelle der Extremitätenknospe erhöht zeigt, *HE* lappenartig vorragende freie Extremität, in deren Innerem sich eine Anhäufung von Mesoblastgewebe erkennen lässt. In Fig. **E** ist der Verknorpelungsprocess bereits im Gang. M^2, M^2 Anlage der Extremitätenmuskeln, M^1 ventralwärts wachsender Seitenrumpfmuskel, von dem sich bei *MK* „Muskelknospen" ablösen. Diese treten in Beziehung zur Hinterextremität (vergl. den Text). In Fig. **A** bedeutet das † das ventrale Mesenterium, in Fig. **E** dagegen jene Mesoblastzone, welche später zur Beckenplatte wird.

einem Basale (Basipterygium) unter einander verbunden (Fig. 126 **A**, **B**, *Rad. Bas*). Dieses Basale wächst mit seinem Vorderende allmählich immer tiefer in die Rumpfwand ein, fliesst endlich mit seinem Gegenstück zusammen und erzeugt so den ersten primitiven, von Nervenlöchern durchsetzten Becken- und Schultergürtel.

Im Laufe der weiteren Entwicklung gliedert sich dann die freie Extremität unter secundärer Entstehung eines Hüftgelenkes von der Gürtelzone ab[1]). Wir begegnen somit hier ganz denselben Bildungsvor-

[1]) Derselbe Process spielt sich auch ab bei der secundären Abgliederung der Einzelradien, sowie jener Stücke am proximalen Ende des Basale, welche man als

gängen, wie im Bereich der Brustflosse, d. h. auch hier erscheint das Skelet der freien Gliedmassen als eine phyletisch und ontogenetisch jüngere Bildung, als die von demselben erst secundär erzeugten Gürtelzonen. Becken und Schultergürtel besitzen also, da sie aus dem von einer Summe von primitiven Radien gebildeten Basale entstehen, wie das Basale selbst, ab origine einen polymeren Charakter.

Aus diesem Entwicklungsgang lassen sich aber noch zwei weitere wichtige Schlüsse ableiten, erstens, dass es sich bei den Vorfahren der Knorpelfische um eine seriale, in der Zahl den Leibessegmenten ent-

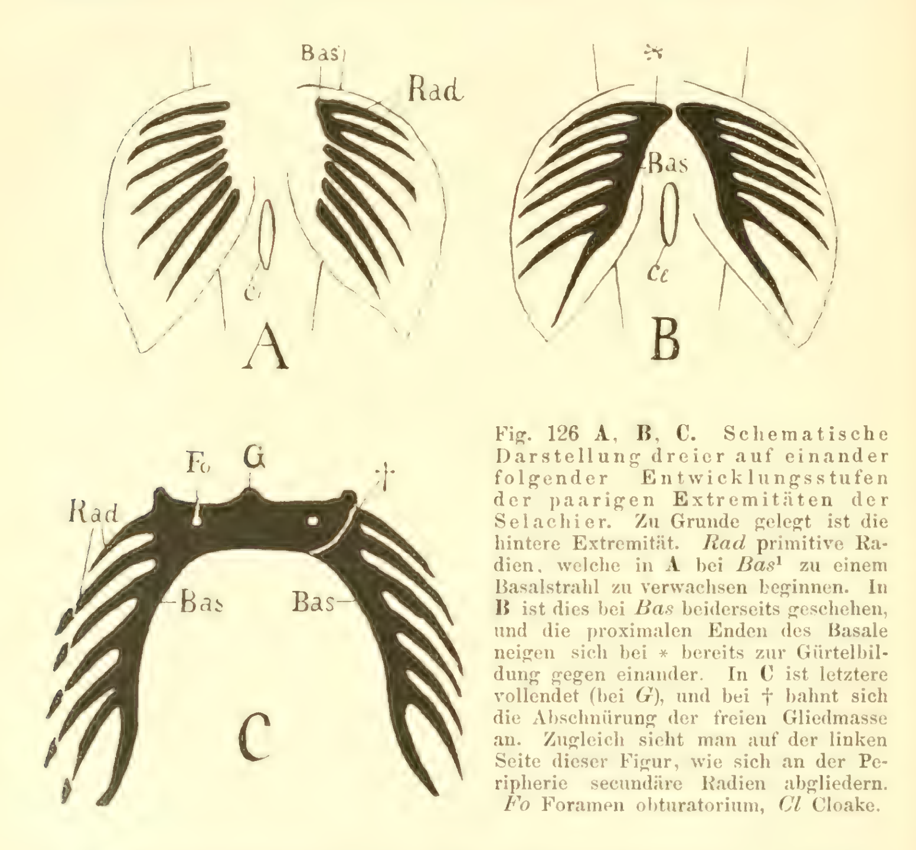


Fig. 126 **A**, **B**, **C**. Schematische Darstellung dreier auf einander folgender Entwicklungsstufen der paarigen Extremitäten der Selachier. Zu Grunde gelegt ist die hintere Extremität. *Rad* primitive Radien, welche in **A** bei *Bas*[1] zu einem Basalstrahl zu verwachsen beginnen. In **B** ist dies bei *Bas* beiderseits geschehen, und die proximalen Enden des Basale neigen sich bei * bereits zur Gürtelbildung gegen einander. In **C** ist letztere vollendet (bei *G*), und bei † bahnt sich die Abschnürung der freien Gliedmasse an. Zugleich sieht man auf der linken Seite dieser Figur, wie sich an der Peripherie secundäre Radien abgliedern. *Fo* Foramen obturatorium, *Cl* Cloake.

sprechende Anordnung der Gliedmassen gehandelt haben muss. Dieselben waren charakterisirt durch ein sehr primitives, aus getrennten Knorpelstäbchen bestehendes Stützskelet, das sich unabhängig vom Achsenskelet in der Peripherie einer bilateral symmetrischen Hautfalte entwickelte. In Verbindung mit jenen Urgliedmassen standen ebenfalls serial angeordnete Nerven und Muskeln, welch letztere von den Somiten aus einsprossten. Ein Becken- und Schultergürtel existirte damals

---

Pro- und Mesopterygium zu bezeichnen pflegt, und in diesem Falle ist dann der Stammstrahl als Metapterygium zu benennen. Erstere besitzen einen durchaus atypischen und schwankenden Charakter und sind dem Metapterygium gegenüber deshalb nur von untergeordneter Bedeutung.

noch nicht. (Vgl. Pleura- und Xenacanthus sowie den grössten Theil der Knorpelganoiden.)

Der zweite wichtige Satz lautet: Beziehungen zum Kiemenapparat lassen sich ontogenetisch nirgends nachweisen, wenn auch das vordere Ende der Extremitäten-Anlage in engster Nachbarschaft dazu steht.

Ein derartiges primitives Flossenskelet gelangt bei keinem der heute lebenden Vertebraten mehr zu definitiver Ausbildung, sondern stellt nur eine Durchgangsstufe dar, welche noch während der Ontogenese eine Rückbildung bezw. eine Modification erfährt, während gleichzeitig neue Verhältnisse angebahnt werden. Was den Anstoss dazu gab, ist schwer zu sagen; es erscheint aber nicht unmöglich, dass eine Verkürzung des Côloms, wie sie thatsächlich nachweisbar ist, und eine in Folge davon sich herausbildende caudale Körperzone eine grosse Rolle dabei spielte. Dadurch wurde unter gleichzeitiger Entstehung einer Schwanzflosse ein neues, kräftigeres Bewegungsorgan ins Leben gerufen, welchem sich die früheren, serialen Gliedmassen unterordnen und successive an mechanischer Bedeutung verlieren mussten.

Ein grosser Theil von ihnen schied deshalb als unnützer Ballast aus; was übrig blieb, sank von der Stufe ursprünglich in der Längsachse des Körpers wirkender Locomotionsorgane zu solchen herab, welche zunächst wesentlich mit der Aequilibrirung und Steuerung des langgestreckten Körpers beauftragt wurden, kurz der Rest wurde zur Bauch- und Brustflosse. Aus diesen einarmigen Hebeln ging später ein mehrarmiges Hebelsystem hervor [1]).

Dipnoi.

Bei den Dipnoërn läuft die schmale, rein hyalinknorpelige Beckenplatte in fünf Fortsätze, in zwei paarige und einen unpaaren aus. Der einzige Unterschied zwischen Ceratodus und Protopterus beruht darauf, dass das vordere Paar jener Fortsätze, die Processus praepubici, bei Protopterus ungleich länger sind als bei Ceratodus. Dieselben sind stets in ein Myocomma eingebettet und schicken hie und da noch einen zweiten, kleineren Knorpelzinken ab. Diese Processus praepubici dürfen nicht mit einem Ilium verwechselt werden. An den hinteren paarigen Fortsätzen ist die freie Extremität vermittelst des sogenannten „Zwischenstückes" befestigt. Der unpaare Fortsatz des Dipnoërbeckens erstreckt sich in der ventralen Mittellinie dolchartig nach vorne. Er ist sehr lang und schlank ausgezogen, schliesst nicht selten eine Höhle ein, und muss als Processus epipubicus bezeichnet werden. Am hinteren Beckenrand,

[1]) Jener oben geschilderte, ursprüngliche Bildungsmodus der paarigen Extremitäten spricht sich heute noch, wie schon erwähnt, in der allerreinsten Weise bei Knorpelganoiden (Bauchflosse) und Selachiern (Bauch- und Brustflosse) aus, während derselbe in der Brustflosse der Ganoiden und noch mehr in der Brust- und Bauchflosse der Teleostier verwischt erscheint (vgl. mein Buch über das Gliedmassenskelet der Wirbelthiere). Auch im Bereich anderer, in der freien Gliedmasse gelegener, knorpeliger Skelettheile kommt es bei Fischen und Amphibien während der Ontogenese zu Synchondrosen, welche sich erst später wieder lösen.

In diesen Verhältnissen liegt der Schlüssel zur Erklärung aller jener in der Reihe der Wirbelthiere in so reichem Masse auftretenden, intraarticulären Bänder- und Bandscheiben. Der ontogenetisch sich vollziehende Uebergang von der Syndesmosis zur Articulatio hat somit eine phylogenetische Parallele.

wo sich der Knorpel stark verdickt und wo er eine starke Muskelleiste erzeugt, springt ein zweiter unpaarer Fortsatz caudalwärts vor. Ich bezeichne ihn als Processus hypo-ischiadicus, weil er sich offenbar später in der Reihe der Reptilien zu dem sogenannten Os hypo-ischium differenzirt.

Die Entwicklungsgeschichte des Dipnoërbeckens ist bis jetzt nicht bekannt, allein ich glaube doch mit voller Sicherheit die Behauptung aussprechen zu dürfen, dass es sich ebenfalls paarig anlegt und dass die beiden, auch hier unzweifelhaft von der freien Extremität aus entwickelten Beckenspangen in der Mittellinie secundär mit einander verwachsen. Die fertige Beckenplatte ist ganz solid, d. h. ohne jegliches Nervenloch, und dies beruht, so gut wie bei Polypterus, offenbar auf der Schmalheit derselben: mit anderen Worten: da die eigentliche Beckenplatte der Dipnoër die ventrale Mittellinie nur sehr wenig lateralwärts überschreitet, so kommt sie mit irgend welchem zur Extremität ziehenden Nerven gar nicht in Berührung, so dass kein Raum für einen Canalis obturatorius in der Skeletmasse ausgespart zu werden braucht. Die betreffenden Nerven ziehen hier also lateralwärts resp. hinten davon zur freien Extremität, und die ganze Beckenplatte der Dipnoër entspricht somit nur dem mittleren Abschnitt der Pars ischio-pubica der Selachier und aller höheren Vertebraten, von den Amphibien an gerechnet. Der laterale Theil der Amphibienbeckenplatte entspricht seiner Lage nach dem sogenannten „Zwischenstück" oder Basale I der Dipnoër; dasselbe wird also hier, wo sich die Beckenplatte offenbar weiter proximalwärts von der freien Extremität abgliedert, noch zur freien Extremität geschlagen. Dafür sprechen auch die topographischen Verhältnisse der Extremitätennerven.

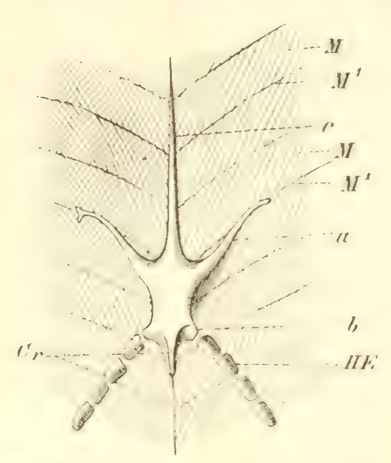


Fig. 127. Becken des Protopterus von der Ventralseite. *a* Processus praepubicus, welcher sich an seinem lateralen Ende gabeln kann, *b* Fortsatz zur Verbindung mit der hinteren Extremität *HE*, *Cr* scharfe Muskelleiste, *c* Processus epipubicus, *M*, *M* Myomeren, M^1, M^1 Myocommata.

Amphibien.

Ein Blick auf die Fig. 128, D, welche das Becken von Menobranchus von der Ventralseite darstellt, belehrt uns, dass sich die Formverhältnisse des ventralen Abschnittes desselben ohne Weiteres auf die „Beckenplatte" der Dipnoër (Fig. 127) und weiterhin auf diejenige der Crossopterygier zurückführen lassen [1]). Es ist, wie das Becken

[1]) Ein bemerkenswerther Fortschritt des Menobranchus-Beckens dem Dipnoërbecken gegenüber beruht, abgesehen von der Entwicklung einer Pars iliaca, wovon später noch die Rede sein wird, darauf, dass der Nervus obturatorius jetzt durch die Beckenplatte hindurchgeht. Es hat sich also bei Menobranchus — und dies Verhalten wird von hier an typisch für alle Urodelen und Amnioten — die Knorpelanlage bereits weiter lateralwärts ausgedehnt, sodass der genannte Nerv

aller Vertebraten aus paariger Anlage entstanden. Dies hervorzuheben ist namentlich auch wichtig im Hinblick auf die morphologische Bedeutung jenes Abschnittes, den ich als Processus epipubicus bezeichnet habe. Die ursprünglich paarige Natur desselben tritt bei dem Becken von Proteus und Amphiuma [Fig. 129 **A**, **B** bei †† (*Cep*)] zeitlebens deutlich hervor.

Auch bei den Derotremen und Salamandrinen (Fig. 129 **C**, **D**) findet sich am vorderen Beckenrand in der Medianlinie ein Knorpelfortsatz, der als Epipubis zu betrachten ist, und in manchen Fällen lässt sich dessen directer Zusammenhang mit der eigentlichen Beckenplatte noch deutlich nachweisen. Insofern aber liegt bereits

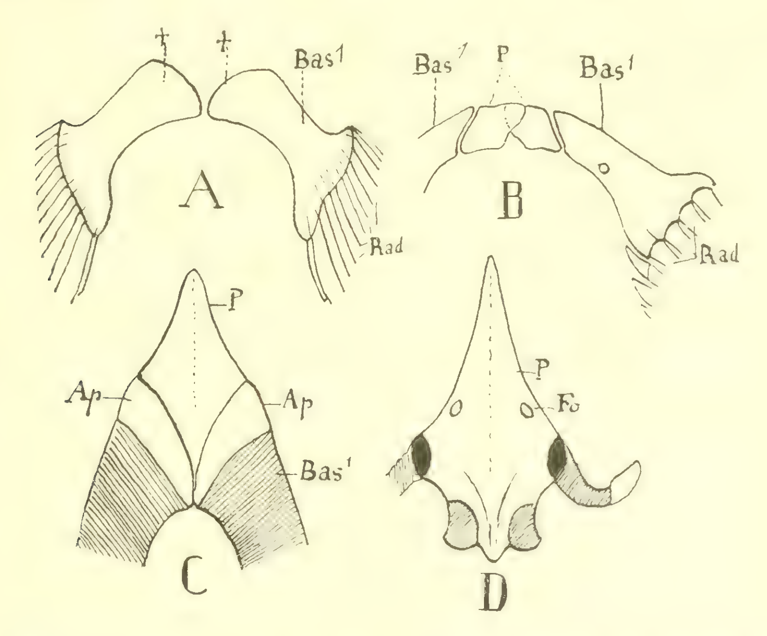


Fig. 128. Phylogenese des Beckens. In Fig. **A**, welche das proximale Stück der Beckenflossen von Pleuracanthus darstellt, handelt es sich noch um ein Latenzstadium des Beckens. Es ist noch in den mit †, † bezeichneten Abschnitten des Basale enthalten. **B** Scaphirhynchus cataphractus, **C** Polypterus bichir, **D** Menobranchus. *Bas*[1] Basale, *Ap* Knorpelapophysen desselben, *P* Becken, *Rad* Radien, *Fo* Foramen obturatorium.

ein Fall von sogenannter abgekürzter Entwicklung vor, als der Processus epipubicus hier nicht mehr paarig, sondern als ein unpaarer Auswuchs entsteht, welcher sich an seinem Vorderende erst secundär gabelig theilt (Fig. 129 **C**, **D**).

Was die Pars ischiopubica anbelangt, so vererbt sich die Tendenz zu einer Verschmelzung derselben in der Medianlinie zu einer unpaaren Platte („Beckenplatte") von den Fischen her auf

---

eben noch in ihren Bereich fällt. Bei Derotremen und Salamandrinen, wo es zu einer noch bedeutenderen Verbreiterung der Beckenplatte kommt, rückt der Canalis obturatorius immer weiter in die Knorpelsubstanz herein (Fig. 129 *B*, *C*, *D*).

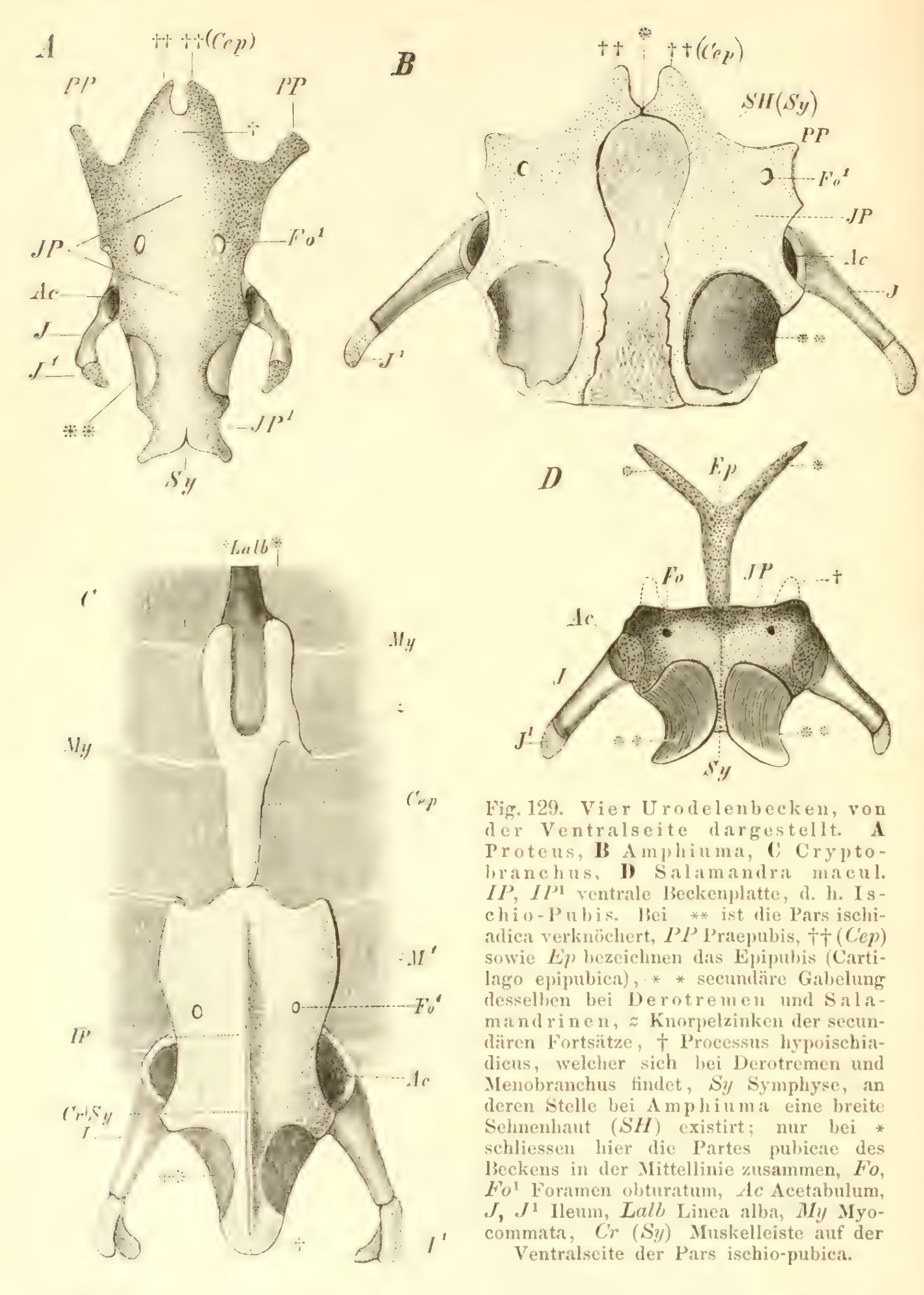


Fig. 129. Vier Urodelenbecken, von der Ventralseite dargestellt. **A** Proteus, **B** Amphiuma, **C** Cryptobranchus, **D** Salamandra macul. *IP*, *IP*¹ ventrale Beckenplatte, d. h. Ischio-Pubis. Bei ** ist die Pars ischiadica verknöchert, *PP* Praepubis, †† (*Cep*) sowie *Ep* bezeichnen das Epipubis (Cartilago epipubica), * * secundäre Gabelung desselben bei Derotremen und Salamandrinen, *z* Knorpelzinken der secundären Fortsätze, † Processus hypoischiadicus, welcher sich bei Derotremen und Menobranchus findet, *Sy* Symphyse, an deren Stelle bei Amphiuma eine breite Sehnenhaut (*SH*) existirt; nur bei * schliessen hier die Partes pubicae des Beckens in der Mittellinie zusammen, *Fo*, *Fo*¹ Foramen obturatum, *Ac* Acetabulum, *J*, *J*¹ Ileum, *Lalb* Linea alba, *My* Myocommata, *Cr* (*Sy*) Muskelleiste auf der Ventralseite der Pars ischio-pubica.

die Dipnoër, Amphibien und Amnioten. Dabei handelt es sich aber aus Gründen der Anpassung an die verschiedenartigen Bewegungsverhältnisse um die allerverschiedensten Modificationen, und in allen Fällen repräsentirt die mediane Zone der Beckenplatte einen locus minoris resistentiae, welcher auf die von aussen wir-

kenden Einflüsse eventuell wieder mit einer Lockerung, bezw. mit einer mehr oder weniger vollkommenen Abspaltung reagirt[1]).

Die Einflüsse der Muskelwirkung können sich aber in noch höherem Masse insofern geltend machen, als sie zur Schaffung einer solideren Beckenplatte, d. h. zu einem ausgedehnteren, von der ab origine schärfer differenzirten Pars ischiadica auf die Pars pubica übergreifenden Ossificationsprocess führen. Einem solchen begegnen wir in den verschiedensten Stärkegraden häufig bei Salamandra atra, seltener bei Salamandra maculata. Damit sind Verhältnisse angebahnt, wie sie bei gewissen Stegocephalen (Discosaurus) sowie bei Reptilien durch das Auftreten eines typischen Beckendreistrahles (Os ilei, ischii und pubis) bereits weiter durchgeführt erscheinen, und wie wir ihnen unter allen recenten Anuren einzig und allein bei Dactylethra capensis begegnen (vergl. Fig. 130 **A**, **B** etc).

Ein bedeutsamer Unterschied zwischen dem Becken der Ganoiden und Dipnoër einer-, sowie der Amphibien andrerseits liegt in dem Umstand, dass von jetzt an jener Beckenabschnitt, welchen man als **Darmbein** oder als **Pars iliaca** bezeichnet, zu stattlicher Entfaltung gelangt. Dieselbe entspricht der Pars scapularis des Schultergürtels und umgreift wie diese die seitliche Rumpfwand. Auch bei Selachiern, wie namentlich bei Holocephalen, tritt sie schon in die Erscheinung, gelangt aber hier noch nicht zur Verbindung mit der Wirbelsäule, und dies gilt auch für Proteus und Amphiuma, woselbst es sich übrigens offenbar um Rückbildungen handelt. Bei den übrigen Amphibien und allen Amnioten wird jene Verbindung erreicht, und die Causa movens hierzu liegt offenbar darin, dass die Vorfahren der Amphibien im Laufe der Phylogenese ihr schwimmendes Dasein ganz oder nahezu ganz aufgaben und sich ihrer Hinterextremitäten nicht nur als schlagruderartiger, auf das Wasserleben berechneter Organe, sondern auch, unter beharrlich fortschreitender Ausschleifung des Hüftgelenkes, als Stützorgane zu bedienen anfingen. Von diesem Moment an musste die Rumpflast in der Beckengegend vor dem Einsinken bewahrt werden, musste durch die immer mehr erstarkenden Strebepfeiler der Darmbeine, welche die Körperlast auf die freie hintere Gliedmasse übertrugen, eine Stütze erfahren. Dies wird sich unter gleichzeitiger Verbreiterung des dorsalen, auf immer zahlreichere Wirbel übergreifenden Iliumendes in jenen Fällen noch wesentlich gesteigert haben, wo, wie bei Anuren, und dann von den Crocodilen an aufwärts in der ganzen höheren Wirbelthierreihe, die Körperlast immer mehr auf die hinteren Extremitäten übertragen wurde, während die vorderen unter in ganz bestimmter Richtung fortschreitender und auf die allmähliche Herausbildung eines Greiforgans gerichteter Differenzirung eine Entlastung erfuhren.

Was nun die **Anuren** anbelangt, so zeichnet sich ihr Becken vor demjenigen der Urodelen durch folgende charakteristische Merkmale aus. Erstens erscheint die Pars iliaca in Anpassung an die eigenartige Bewegungsweise jederseits in einen langen, schlanken Stab ausgezogen; zweitens ist die bei Urodelen horizontal ausgebreitete Beckenplatte

---

[1]) Die Verwachsung beider Beckenhälften beginnt stets vorne (oralwärts) und schreitet caudalwärts fort.

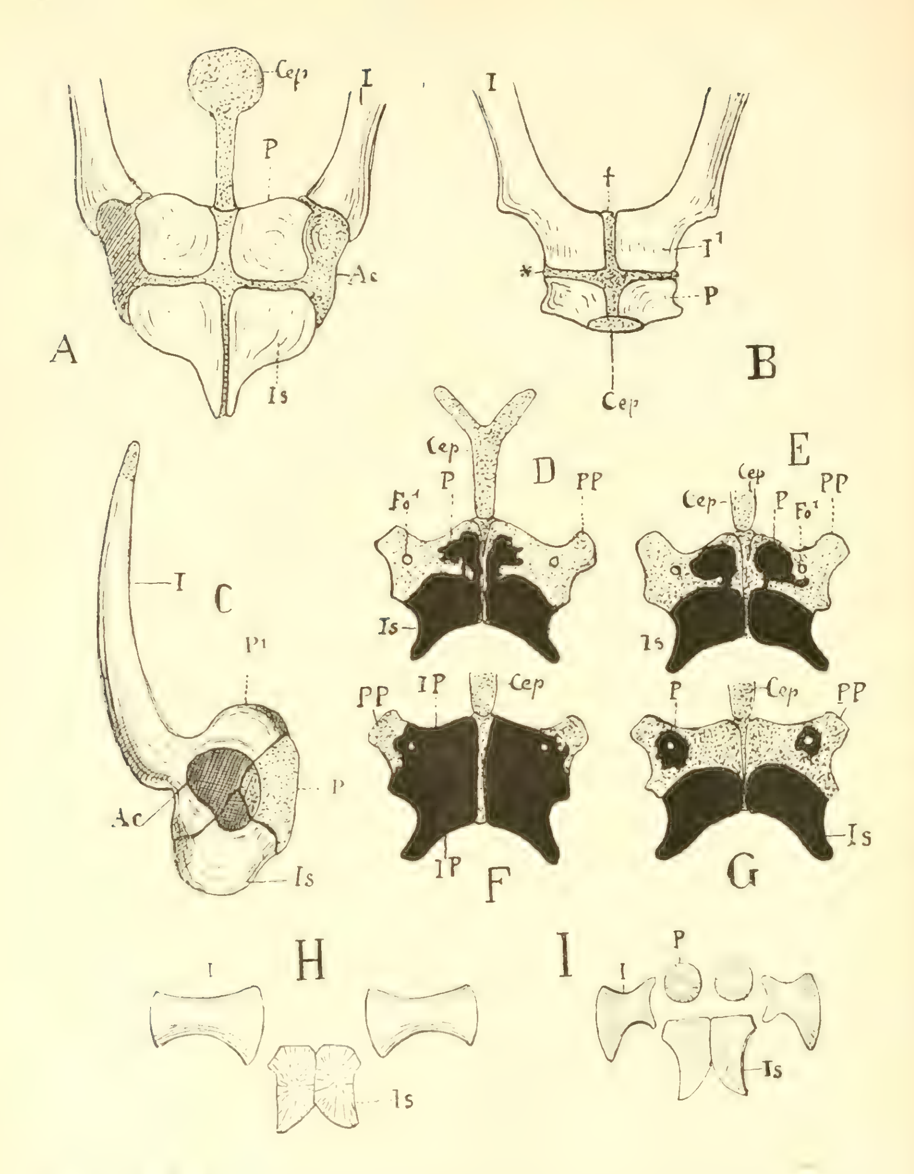


Fig. 130 **A—I.** **A** Becken von Dactylethra capensis von vorne gesehen, **B** von der Kopfseite her gesehen, **C** Becken von Rana esculenta von der Seite, **D** und **E** Becken von Salamandra atra **F** und **G** von Salamandra maculata, **H** von Branchiosaurus, **I** von Discosaurus. In **D—I** ist das Becken überall von vorne (von der Ventralseite) dargestellt. Figur **H** und **I** nach CREDNER. *I* Ilium, *Is* Ischium, *P* bezw. *P*¹ (bei Rana) Ossificationszone des Pubis, *IP* Zusammengeflossene Ischium- und Pubiszone (Ischiopubis ossif.), *PP* Praepubis, *Cep* Cartilago epipubica, *Fo*¹ Foramen obturatum, *I*¹ die bei Dactylethra medianwärts gerichteten, distalen Enden des Ilium. Beide sind unter sich sowohl wie von dem Pubis durch eine kreuzförmige Knorpelzone getrennt, deren sagittaler Schenkel mit † und deren transverseller mit * bezeichnet ist. *Ac* Acetabulum.

(Pars ischiopubica) bei Anuren (im erwachsenen Zustande) gleichsam von beiden Seiten her zusammengeschoben (Fig. 131), sodass ein ventralwärts scharf ausspringender Kiel entsteht; drittens wird die dadurch in querer Richtung sehr schmal erscheinende Beckenplatte von dem Nervus obturatorius nicht durchbohrt, sondern ist durch und durch solid; viertens endlich kommt es, wie früher schon erwähnt, unter allen Anuren nur bei Dactylethra capensis zur selbständigen Verknöcherung einer Pars pubica[1]). (Vergl. Fig. 130 A und B.)

Bezüglich der bei der Anlage des Amphibienbeckens sich abspielenden Entwicklungsvorgänge kann ich mich auf wenige Notizen beschränken.

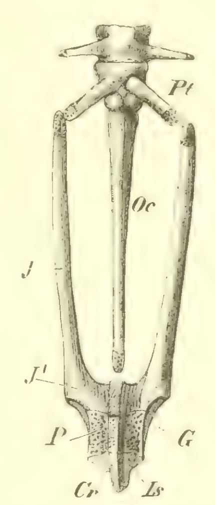


Fig. 131. Beckengürtel von Rana esculenta von der Ventralseite. *I* Ileum, *Is* Ischium, durch die knorpelige Pars pubica *P* von einer Knochenzone (P^1), welche in directem Zusammenhang mit der Pars iliaca entsteht, getrennt, *Cr* in der ventralen Mittellinie vorspringende Crista ischio-pubica, *G* Gelenkpfanne für den Oberschenkel, *Oc* Os coccygis, *Pt* Processus transversus des Sacralwirbels.

Die bei Selachier- und Teleostierembryonen erwähnte, der eigentlichen Extremitätenanlage vorhergehende und längs der Rumpfseite dahinziehende Epidermisleiste lässt sich auch bei 7½—9 mm langen Tritonen nachweisen, jedoch tritt sie hier nicht constant auf und stellt da, wo sie vorkommt, nur eine sehr schmale lineare Zone verdickten, d. h. mehrschichtigen Hautepithels dar, welche die Anlage der vorderen Extremität nie ganz erreicht. Noch während die Epidermisleiste in grosser Ausdehnung sichtbar ist, macht sich an der Stelle, wo die hintere Gliedmasse angelegt wird, eine leichte bilaterale Auftreibung der Rumpfwand bemerklich. Dieselbe beruht auf einer Ansammlung von grossen, runden Mesoblastzellen, welche sich zwischen die hier stark verdickte Epidermis und das Cölomepithel (Fig. 132 A, *HE*, *Ep*, *CoE*) einschieben. Dabei stehen sie mit letzterem in so inniger Berührung, dass man beide Elemente nicht von einander zu unterscheiden vermag. Auf ähnliche Verhältnisse habe ich auch schon bei den Teleostiern hingewiesen, und hier wie dort könnte man geneigt sein, das Cölomepithel, wie dies von van Wijhe für die Selachier geschehen ist, als die eigentliche Proliferationszone aufzufassen. Bemerkenswerth ist, dass sich das Cölom zuweilen divertikelartig in die vorgebauchte Zellmasse hineinzieht.

In diesem Embryonalstadium beginnen die wie alle Gewebe noch reichlich von Dotterelementen durchsetzten, in ihrer Mikrostructur aber bereits gut differenzirten[2]) Myotome (M^1, M^1) eben erst in die seitliche Körperwand einzuwuchern. Dabei sind sie an ihrem unteren Rand von

---

[1]) Jene auf Fig. 131 bei J^1 erscheinende Knochenzone entsteht durch allmähliches Herabrücken der in der Pars iliaca auftretenden Verknöcherungszone; sie entwickelt sich also nicht selbständig.

[2]) Darin liegt ein bemerkenswerther Gegensatz zu den Selachiern, wo die Flossenanlagen in einem ungleich früheren, d. h. in einem weit unreiferen Embryonalstadium, in welchem von einer geweblichen Differenzirung der Muskulatur noch keine Rede ist, erfolgen.

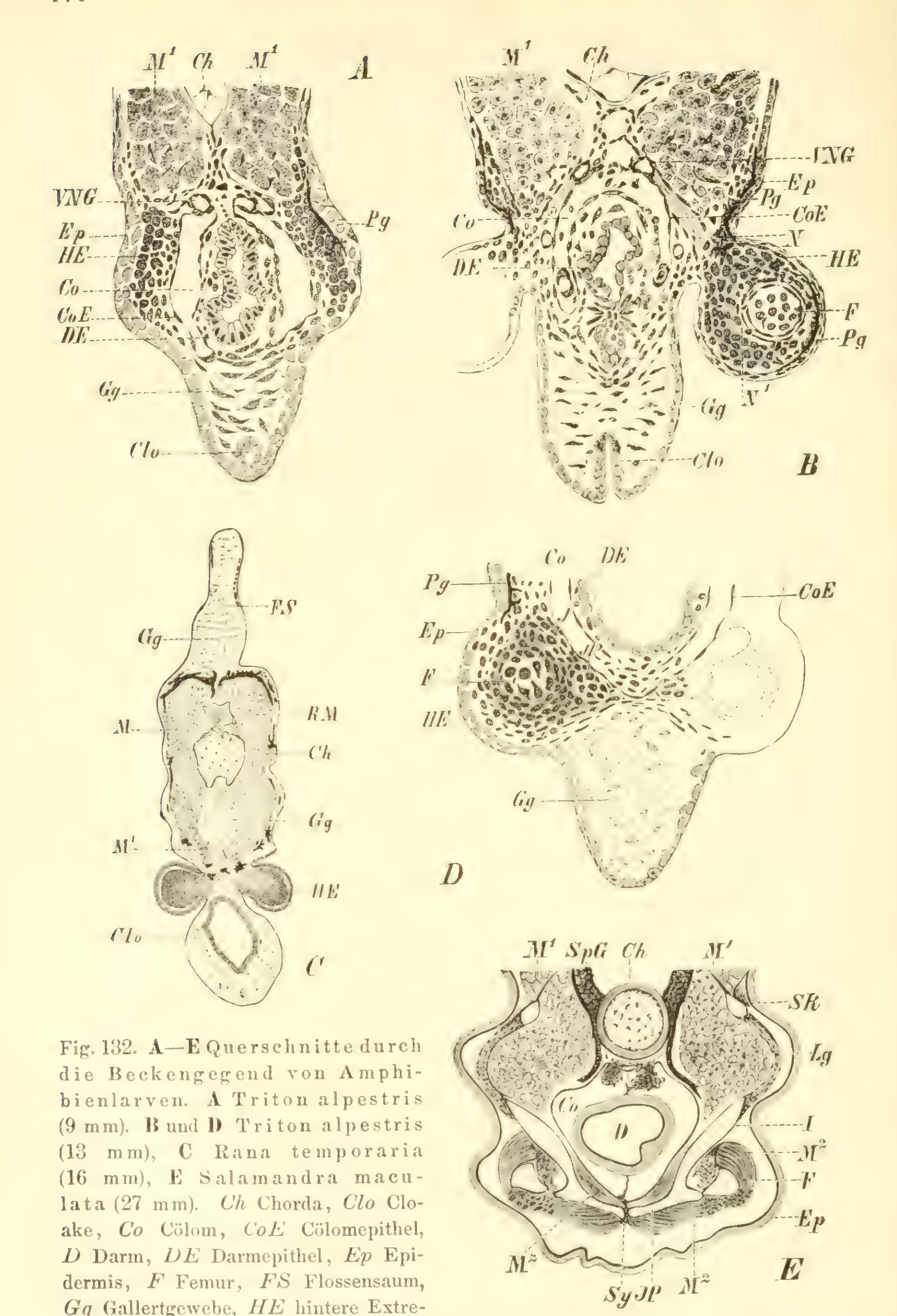


Fig. 132. A—E Querschnitte durch die Beckengegend von Amphibienlarven. A Triton alpestris (9 mm). B und D Triton alpestris (13 mm), C Rana temporaria (16 mm), E Salamandra maculata (27 mm). *Ch* Chorda, *Clo* Cloake, *Co* Cölom, *CoE* Cölomepithel, *D* Darm, *DE* Darmepithel, *Ep* Epidermis, *F* Femur, *FS* Flossensaum, *Gg* Gallertgewebe, *HE* hintere Extremität, *I* Ilium, *Ip* Ischio-Pubis, *Lg* Ligament, *M*, *M*¹ Seitenrumpfmuskel, *M*² Extremitätenmuskeln, *N* Nerven, *Pg* Pigment, *RM* Rückenmark, *SpG* Spinalganglion, *Sy* Symphysis ischio-pubica, *SR* Sacralrippe, *VNG* Vornierengang.

reichlichen Mesoblastzellen umgeben und reichen nur etwa bis in das Niveau der Vornierengänge *(VNG)* herab.

Jene Vorbauchung erstreckt sich nur über drei Körpersegmente, nämlich vom 13. bis zum 16. hinweg, und darin liegt der erste, höchst bemerkenswerthe Gegensatz zur hinteren Extremität der Fische, in specie der Selachier und Ganoiden, bei welchen bekanntlich eine ungleich grössere Zahl von Körpersegmenten zum Aufbau der Gliedmassen herbeigezogen wird. Wie man sieht, handelt es sich also um einen mit der phyletischen Rückbildung von Radien Hand in Hand gehenden Reductionsprozess.

Jene laterale Ausbauchung der Somatapleura steigert sich nun immer mehr; sie wird circumscripter, nimmt ihre Richtung nach hinten und dorsalwärts und tritt endlich warzenartig hervor (Fig. 132 B, C, D). Im Innern verdichtet sich das Mesoblastgewebe und differenzirt sich zum Femur (Fig. 132 B), während die Beckenanlage in dichtem Anschluss an das proximale Femur-Ende erst etwas später erfolgt. Oft sind beide nur durch eine intercellularsubstanzärmere Partie des Knorpelgewebes von einander geschieden[1]), gleichwohl aber ist leicht zu constatiren, wie der ursprüngliche, von den Fischen her uns bekannte Entstehungsmodus (Abschnürung des Beckens vom proximalen Abschnitt des Basale, d. h. des Femur) sich allmählich verwischt und wie es gegen die Reptilien hin zu einer immer selbständigeren Anlage des Beckens kommt. (Vgl. auch die Entwicklungsgeschichte des Amphibien-Schultergürtels.)

Wie nicht anders zu erwarten, legt sich der phyletisch älteste Beckentheil, die Beckenplatte (Ischio-Pubis) zuerst an, und erst später entwickelt sich unabhängig davon das Ilium (Fig. 132 D). Beide wachsen dann zusammen, und nachdem dies geschehen, schiebt sich das Ilium immer weiter in der seitlichen Rumpfwand empor, bis endlich der Anschluss an den Sacralwirbel erreicht ist. Von einer discreten Anlage eines Pubis ist also keine Rede, und wie sich dieser phyletisch jüngste Beckentheil ganz allmählich erst in postembryonaler Zeit herausbildet, habe ich früher schon auseinandergesetzt.

Verhältnissmässig erst spät in der Larvenzeit entsteht die Cartilago epipubis. Es handelt sich also um eine zeitliche Verschiebung in der Ontogenese.

Reptilien.

Die charakteristischsten Merkmale des Reptilienbeckens, demjenigen der Amphibien gegenüber, bestehen in folgenden vier Hauptpunkten: in einer ungleich schärferen Differenzirung des Schambeins, in einem proximal gerichteten Abrücken desselben vom Sitzbein, in einem stärker entwickelten, an seinem vertebralen Ende zuweilen sich verbreiternden Darmbein, und endlich in einem solideren, auf einem intensiveren Ossificationsprocess beruhenden Charakter im Allgemeinen.

Anknüpfungen an das Amphibienbecken finden sich bei der von Credner beschriebenen, dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes entstammenden Palaeohatteria, bei den Plesiosauriern[2]), bei Hatteria, Telerpeton und bei den Cheloniern.

---

[1]) Bei Salamandra maculata (27 mm) lassen sich beide zuweilen überhaupt nicht von einander scheiden, sie bilden eine einzige Masse.

[2]) Nach einer ganz anderen Richtung, nämlich wesentlich nach dem Lacertilier-Typus hin, war das Becken der Ichthyosaurier mit seinem stabförmigen Pubis und Ischium entwickelt.

Schon viel weiter differenzirt ist das Lacertilier- und noch mehr das Crocodilier- und Dinosaurierbecken.

Was die einen Anschluss an die Amphibien darbietende Beckenform von Hatteria etc. betrifft, so genügt eine Vergleichung von Fig. 133 und 134 mit 130 J, um dies auf's Klarste zu erweisen. Hier — und dies gilt noch mehr für Plesiosaurus — sind die Ossa pubica von den Ossa ischiadica z. gr. Th. noch nicht sehr weit abgerückt, es besteht also noch kein sehr weites Foramen puboischiadicum (Fig. 133 A[1], C).

Bemerkenswerth ist am Hatteriabecken das starke Epipubis und der mit dem Symphysenknorpel noch eine Masse ausmachende Processus hypo-ischiadicus; auch die Processus praepubici sind stattlich entwickelt. Das Foramen obturatum fällt mit dem Foramen pubo-ischiadicum nicht zusammen, sondern liegt, wie bei Lacertiliern, lateralwärts im Schambein (Fig. 133 E).

Von dem Hatteriabecken ist dasjenige der **Chelonier** leicht abzuleiten (vergl. Fig. 134 A-F), und dies gilt vor Allem für das offenbar sehr alte Becken von Makrochelys und Chelydra. Hier sind die Processus praepubici stark ausgeprägt, und das stark vorspringende Epipubis erinnert an Polypterus, die Dipnoër und Menobranchus. Dies gilt übrigens noch in weit höherem Grade für Chelys fimbriata und Emydura, wo sich der betreffende Knorpel zu einem schlanken, dolchartigen Gebilde auszieht (Fig. 134 A, B, C). An Makrochelys und Chelydra schliessen sich Sphargis coriacea, die Cinosternidae, während sich in einer anderen Richtung (vielleicht von den Platystomidae aus) die Beckenformen der Emydeen und Testudineen entwickeln. (Baur.) Bei diesen stossen die medialen Enden der Scham- und Sitzbeine zusammen, sodass das Foramen pubo-ischiadicum auch von der inneren Seite eine knöcherne Umrahmung erhält (Fig. 134 D, E)[1]). Das Foramen obturatorium fällt bei allen Cheloniern mit dem Foramen puboischiadicum zusammen.

Auf die bei den verschiedenen Genera der Schildkröten sehr wechselnden Formverhältnisse der einzelnen Beckentheile (Processus praepubici, Ossa pubis und ischii) kann hier nicht näher eingegangen werden.

Auch bei Cheloniern — und dasselbe gilt für alle Reptilien — geht der Oberschenkelknochen in seiner histologischen Differenzirung dem Becken voraus. Die freie hintere Extremität ragt in ihren Anfangsstadien, in welchen sie noch ein lappen- oder paddelartiges Organ darstellt, nicht dorsalwärts empor, sondern liegt viel tiefer am Rumpfe und hängt ventralwärts herab; dabei ist die vordere Extremität der hinteren in ihrer Entwicklung, wie bei den geschwänzten Amphibien, stets voraus. Vom Becken selbst legen sich nur die Ilia als selbständige Knorpel an. Pubes und Ischia beider Beckenhälften stehen schon bei ihrer ersten Differenzirung

---

[1]) Eine von der ursprünglichen Form stark abweichende Configuration zeigt das Becken von Chelone und Trionyx. Hier weichen die Scham- und Sitzbeine weit aus einander und sind nur noch durch ein Ligament, bezw. durch einen schmalen, medianen Knorpel, an welchem man übrigens noch ein rudimentäres Epipubis erkennen kann, verbunden (Fig. 134 *F*). Das Becken von Chelone durchläuft übrigens, wie ich (vgl. mein Buch über das Gliedmassenskelet) nachgewiesen habe, in seiner individuellen Entwicklung ein Urstadium, wie es bei Hatteria und bei den primitiveren Schildkrötenformen stabil geworden ist.

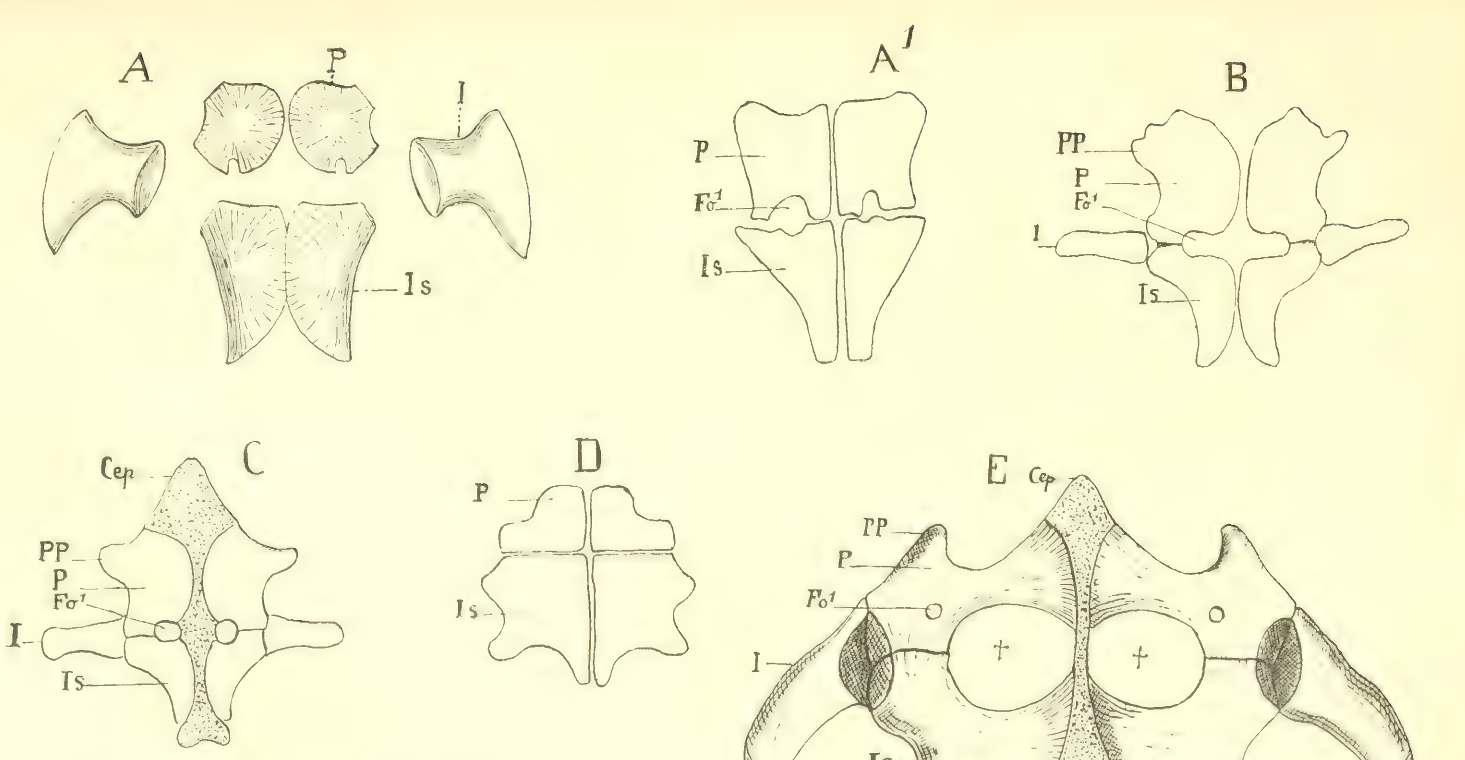


Fig. 133. Fünf Reptilienbecken von der Ventralseite gesehen. **A** von Palaeohatteria nach CREDNER, **A**[1] **C** von Plesiosaurus, Copien nach D'ARCY THOMPSON, **A**[1] nach einer Restauration im College of Surgeons (Nr. 227), **B** nach HUXLEY's Comp. Anatomy, S. 210, **C** nach einer Restauration von D'ARCY THOMPSON, **D** Labyrinthodon Rütimeyeri, **E** Hatteria nach einem von mir selbst angefertigten Präparate. *P* Pubis, *PP* Praepubis, *Cep* Cartilago epipubis, *Fo*[1] Foramen obturatum, *Is* Ischium, *I* Ileum, † † zwei grosse Oeffnungen, welche *P* und *Is* von einander trennen (Foramen pubo ischiadicum), * Processus hypoischiadicus, welcher sich bei anderen Reptilien vom Becken losgliedert.

unter einander in der Mittellinie im Zusammenhang (cänogenetische Erscheinung). Nachträglich verwachsen alle drei Beckenabschnitte jederseits im Acetabulum zu einer Masse, und so entsteht auch das Foramen puboischiadicum. Das Epipubis, Hypoischium, der Processus lateralis Pubis (s. praepubicus) und das Tuber ischii sind secundär am Beckengürtel in die Erscheinung tretende Gebilde. Das Epipubis ist bei Embryonen

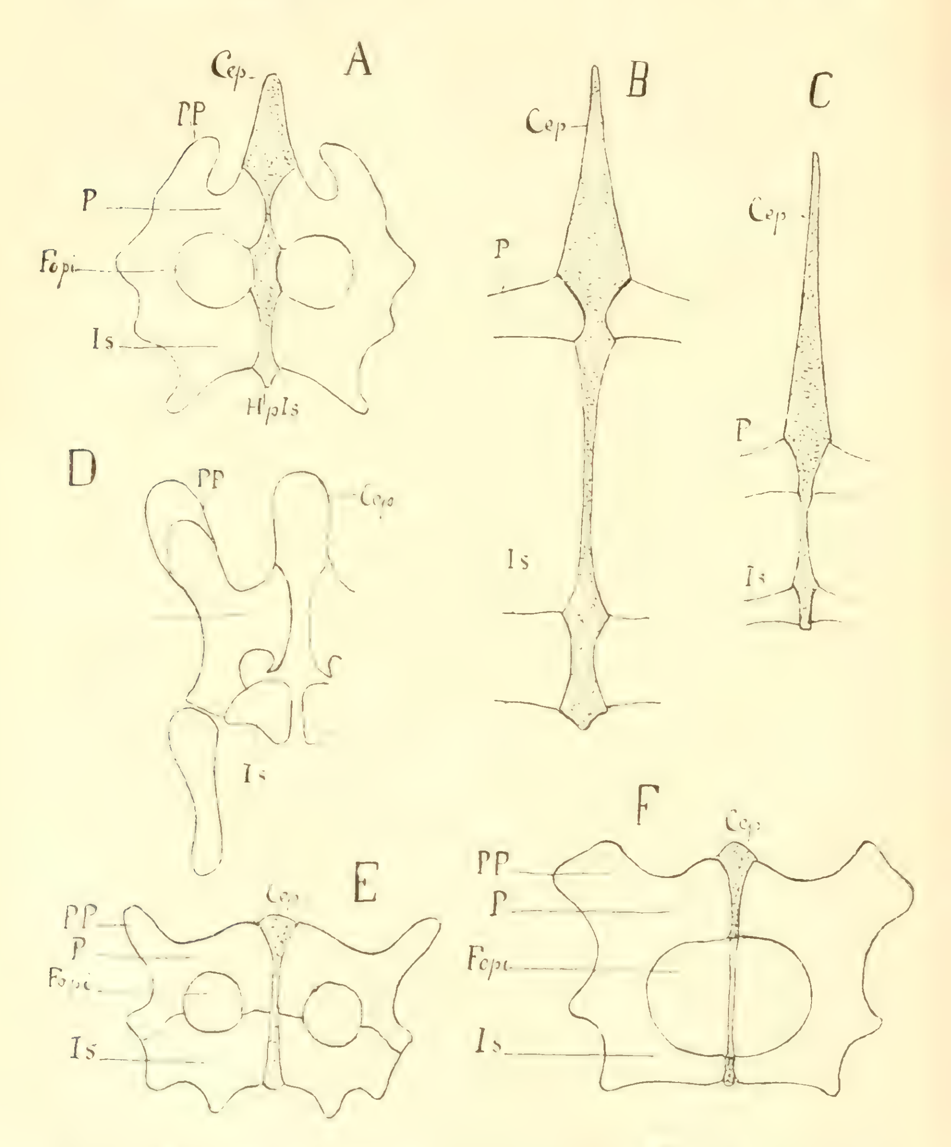


Fig. 134. **A** Becken von Makrochelys nach G. BAUR, **B** medialer Beckenknorpel von Chelys fimbriata, **C** derselbe von Emydura, **D** Becken von Sphargis coriacea aus D'ARCY THOMPSON's Manuscript, Copie nach HOFFMANN, **E** Typus des Beckens von Testudo, **F** derselbe von Chelone. *Cep* Cartilago epipubis, *HpIs* Processus hypoischiadicus, *P* Pubis, *PP* Praepubis, *Is* Ischium, *Fopi* Foramen puboischiadicum.

durch eine mediane (später verstreichende) Furche in zwei Hälften getheilt, was auf einen paarigen Ursprung dieses Beckentheils zurückweist. Später gliedert sich das Epipubis vom Knorpel des Beckengürtels ab und wird selbständig. Das knorpelige Hypoischium bildet sich allmählich zurück und wird beim ausgewachsenen Thier ausnahmslos vermisst (Mehnert, Wiedersheim).

Das Becken der **Lacertilier** zeichnet sich durch einen schlanken Charakter aus, und die spangenartigen Scham- und Sitzbeine sind durch sehr geräumige Foramina pubo-ischiadica von einander getrennt. Zwischen diesen beiden Oeffnungen, welche in ihrer typischen Form durch Verwachsung der lateralen und medialen Enden des Pubis und

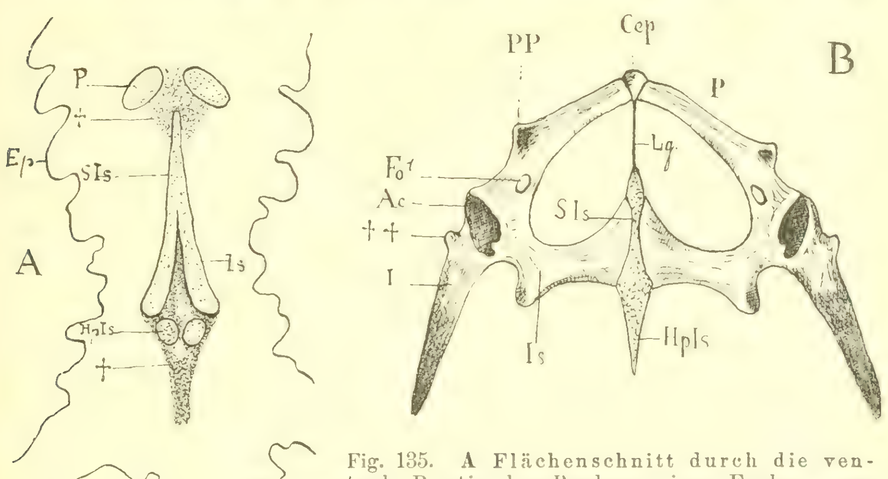


Fig. 135. **A** Flächenschnitt durch die ventrale Partie des Beckens eines Embryo von Lacerta agilis von 32 mm Länge, **B** das Becken von Lacerta vivipara von der Ventralseite gesehen. *Ep* Epidermisrand, *P* Pubis, *PP* Praepubis, ventralwärts etwas überhängend, *Is* Ischium, welches bei *SIs* eine Symphyse bildet, *HpIs* Hypoischium, welches im Embryo als paarige Masse von den Hinterenden der Ischia sich abgliedert, † dichtzelliges embryonales Zwischengewebe, *I* Ilium mit einem Fortsatz ††, der bei Crocodiliern, Dinosauriern und Vögeln zu der mächtigen Pars praeacetabularis ossis ilei wird, *Ac* Acetabulum, in welchem die drei Beckenknochen ohne sichtbare Nahtbildungen zu einer Masse verschmelzen, *Fo*[1] Foramen obturatorium, *Cep* kalkknorpeliges Epipubis, *Lg* fibröses Band.

des Ischium zu Stande kommen, liegt in der Medianlinie ein knorpelig-fibröser Strang (Ligamentum medianum pelvis), welcher sich nach vorne in die pflockartig eingekeilte Cartilago epipubis und nach hinten in das Hypoischium fortsetzt (Fig. 135 B, *Lg*, *Cep*, *HpIs*). Dies sind die letzten Spuren der in embryonaler Zeit mit einander zusammenfliessenden, medialen Partien der Scham- und Sitzbein-Anlagen. Auch bei jungen Exemplaren von Lacerta muralis, bei den Agamen, bei Uromastix und anderen Sauriern ist dies noch deutlich zu erkennen. In der Ontogenese liegen jene Beckentheile auch in proximo-distaler Richtung noch viel näher zusammen, sodass das Lacertilierbecken auf Grund des anfangs nur kleinen Foramen pubo-ischiadicum, ähnlich wie dasjenige gewisser Chelonier (vergl. diese), entwicklungsgeschichtlich noch eine primitivere, Hatteria-ähn-

liche Stufe durchläuft. Zugleich kann man eine paarige Anlage des Epipubis und des Hypoischium constatiren (Fig. 135 A)[1]).

In der Reihe der übrigen Saurier handelt es sich, je mehr wir uns von den Crassilinguia zu den Fissilinguia wenden, um eine immer grössere Schlankheit und Zartheit der Knochen, eine gleichzeitige Erweiterung des Foramen obturatorium und endlich um eine immer steilere Aufrichtung der Schambeine nach vorne gegen die Medianlinie zu. Zugleich geht das Ilium in Anpassung an die in der Reptilienreihe neu erworbenen, mechanischen Verhältnisse aus einer annähernd senkrechten Stellung allmählich in eine schiefe, nach hinten und dorsalwärts gerichtete über. Vorgebildet sehen wir dies schon bei Holocephalen und gewissen Urodelen, wenn auch die dortigen Verhältnisse nicht direct auf die Saurier übertragbar sind[2]).

Wenn sich eine gewisse Verwandtschaft zwischen dem Saurier- und Chelonierbecken nicht verkennen lässt, so begegnen wir bei **Crocodilen** Verhältnissen, welche auf eine ganz eigenartige Entwicklungsrichtung hinweisen. Aus diesem Grunde und auch wegen seinen wichtigen Beziehungen zu ausgestorbenen Reptilienformen hat das Crocodilierbecken das Interesse der Morphologen von jeher in ganz besonderem Masse erregt und eine grosse Literatur hervorgerufen, bezüglich deren ich auf mein Buch über das Gliedmassenskelet der Wirbelthiere verweisen kann.

Hier sei nur erwähnt, dass die Meinungen bezüglich der morphologischen Deutung desjenigen Beckenabschnittes, der auf der Fig. 136 mit *P* bezeichnet ist, am meisten auseinandergehen. Ich selbst bin, auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen, der Ueberzeugung, dass es sich dabei nur um ein Schambein im Sinne der übrigen Reptilien handeln kann. In frühen Embryonalstadien liegt jener Knochen noch rein transversell und richtet sich erst ganz allmählich steil nach vorne, wodurch sehr weite, durch einen fibrösen Strang getrennte Foramina pubo-ischiadica, in welchen zugleich die Foramina obturatoria enthalten sind, entstehen (Fig. 136 *F*). Somit repetiren sich auch hier ontogenetisch wieder im Princip dieselben Lageverschiebungen, wie wir ihnen schon bei Cheloniern und Sauriern begegnet sind, allein sie erfahren hier in Folge bestimmter mechanischer Verhältnisse eine bedeutende Steigerung. Die Vereinigung der medialen Enden der Schambeine wird nämlich in embryonaler Zeit durch den voluminösen Dottergang lange Zeit verhindert und darin liegt für

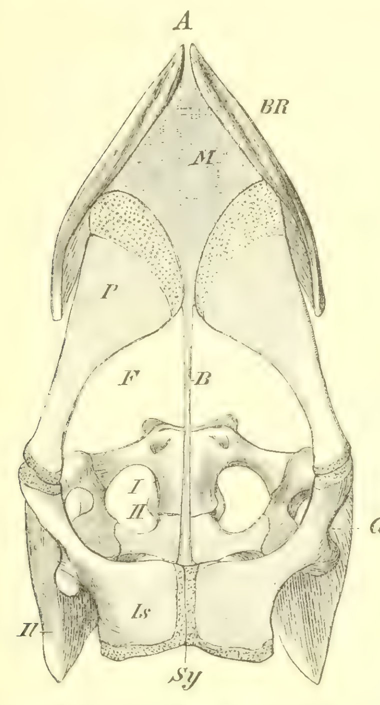
---

[1]) Beim individuellen Fehlen eines Hypoischium vertritt bei Sauriern seine Stelle ein Band, das Ligam. hypo-ischium (Mehnert). Crocodile und Chamaeleonten besitzen kein Os hypo-ischium.

[2]) Beim Chamaeleon (7 cm langes Exemplar) steigt das Ilium senkrecht gegen die Wirbelsäule empor und ragt mit seiner Spitze bis in die Höhe der Dornfortsätze der synostotisch verschmelzenden Sacralwirbel empor, sodass jene in eine Höhe mit der obersten Rückenkante zu liegen kommt. Dabei liegt der Knochen sehr oberflächlich, dicht unter der äusseren Haut, wie in einer Art von fibröser Tasche, und ist mit seiner medialen Wand nur sehr lose durch Bandmassen an das Sacrum befestigt, während, wie schon erwähnt, das eigentliche Ende daran vorbeiläuft und höher hinaufsteigt. — Offenbar handelt es sich hierbei um secundäre, in Anpassung an die Lebensweise erworbene Charaktere. Ueber die eigenthümlichen Verhältnisse des Epipubis der Chamaeleonten vgl. meine Schrift: Die Phylogenie der Beutelknochen. Festschrift zu Kölliker's Jubiläum (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII. Suppl. 1892).

jene Knochen der erste Anstoss, sich nach vorwärts, d. h. kopfwärts zu wenden.

Später erst kommt es zu einer Symphysis pubica und ischiadica; während sich erstere aber wieder löst, persistirt letztere. Alle drei Beckentheile verknorpeln direct, fliessen aber später in der Acetabulargegend, welche eine Durchbrechung zeigt, zu einer Masse zusammen. Hierauf kommt es wieder zu einer Continuitätstrennung, insofern sich das Pubis ablöst und sich seine ursprünglich selbständige Stellung gleichsam wieder zurückerobert. Damit aber hat der Differenzirungsprocess an jener Stelle noch nicht sein Ende erreicht, sondern es schnürt



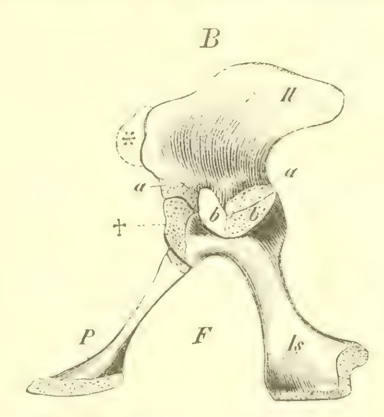


Fig. 136. Becken von einem jungen Alligator lucius. **A** ventrale, **B** seitliche Ansicht. *Il* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubicum, *Sy* Symphysis ossis ischii, *F* Foramen pubo-ischiadicum, *B* fibröses Band zwischen Symphysis pubis und ischii, † Pars acetabularis, welche sich zwischen den Fortsatz *a* des Ileums und des Pubicums einschiebt, *b* Loch in der Hüftgelenkspfanne, nach rückwärts von den beiden zusammenstossenden Fortsätzen *a* und *b* des Ileums und Ischiums begrenzt, * Andeutung eines bei Dinosauriern und Vögeln nach vorne auswachsenden Fortsatzes des Ileums, *G* Gelenkpfanne für den Oberschenkel, *I*, *II* erster und zweiter Sacralwirbel, *M* fibröse Membran zwischen den Vorderenden der beiden Schambeine und dem letzten Bauchrippenpaar (*BR*).

sich vom Processus acetabularis ilei ein Abschnitt los und wird zu der sogenannten Pars acetabularis des Crocodilierbeckens. Es handelt sich dabei also um kein primitives, etwa von niederen Reptilien oder gar von den Amphibien her vererbtes Skeletstück, d. h. um kein rudimentäres Organ, sondern um eine neue, secundäre Erwerbung, welche auch bei Vögeln und Säugethieren eine grosse Rolle zu spielen berufen ist (Mehnert).

Schliesslich sei noch erwähnt, dass die Pars iliaca pelvis des Crocodilbeckens dorsalwärts immer mehr auswächst und sich nach Erreichung der Wirbelsäule so stark in proximo-distaler Richtung verbreitert, wie dies bei keinem anderen recenten Reptil oder Amphibium der Fall ist. In weiterer Fortbildung begegnen wir diesem Bestreben der Darmbeine, eine immer grössere Zahl von Wirbeln in ihren Bereich

zu ziehen, bei Dinosauriern und Vögeln, und hier wie dort ist die Ursache dafür in statischen und mechanischen Momenten zu suchen, welche die hintere Extremität befähigen, das Gewicht des Rumpfes, unter gleichzeitiger Entlastung seines vorderen Abschnittes, auf sich zu übertragen[1]).

Bezüglich des Dinosaurier-Beckens traue ich mir so lange noch kein bestimmtes Urtheil zu, bis es mir vergönnt ist, mich von den dortigen Verhältnissen am Präparat selbst zu unterrichten.

Vögel.

Das Becken der Vögel zeichnet sich durch zwei charakteristische Merkmale aus: erstens durch die mächtige Entfaltung der Pars iliaca, welche, namentlich kopfwärts stark auswachsend, immer mehr Wirbel in ihren Bereich zieht (vergleiche die Wirbelsäule), und zweitens durch das nach hinten gerichtete Schambein, welches dadurch eine mit der postacetabularen Darmbeinpartie parallele Lage gewinnt (Fig. 137). Diese kommt aber in embryonaler Zeit erst ganz allmählich zu Stande, insofern Schambein und Sitzbein ursprünglich eine, an fossile und recente Saurier erinnernde, senkrechte Lage zum Darmbein besitzen.

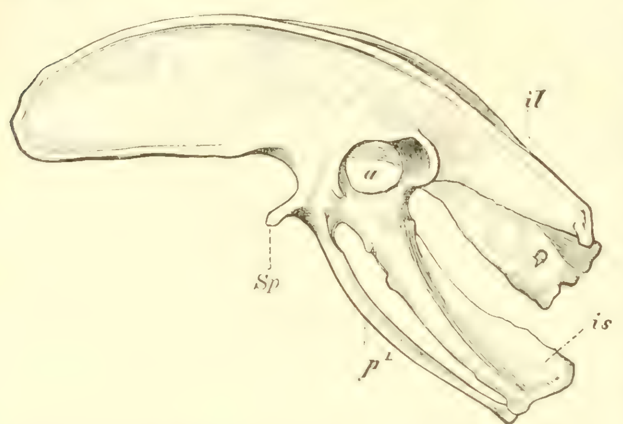


Fig. 137. Becken von Apteryx australis, seitliche Ansicht nach Marsh. *il* Ileum, *is* Ischium, *p*¹ Pubicum, *Sp* Spina iliaca, *a* Acetabulum.

Wie bei Reptilien und Amphibien, so stellt auch das Becken der Vögel im Vorknorpelstadium eine einheitliche Masse dar. Im Knorpelstadium erscheint das Becken beim Huhn nicht mehr einheitlich, indem das Pubis in der Mehrzahl der Fälle sich selbständig anlegt. Bei allen wildlebenden Vögeln aber entstehen alle drei Beckentheile getrennt, und fliessen erst später nach vorausgegangener selbständiger Verknöcherung zu einer Masse zusammen. Dabei nimmt jener Theil, den man als „Pars acetabularis" zu bezeichnen pflegt, allmählich an Grösse zu, bestätigt also die Erwartung, ihn als ein rudimentäres Organ auffassen zu dürfen, hier so wenig, als beim Crocodil. Genetisch gehört jener Theil, wie oben erwähnt,

---

[1]) In den auch beim erwachsenen Crocodilbecken persistirenden Knorpelapophysen am Vorderende der Schambeine erblickt Huxley mit Recht das Homologon der Epipubica. Dieselben bleiben aber gewissermassen latent. Diesen Ausdruck möchte ich gebrauchen, da ich keine Abschnürung derselben vom Pubis in der Ontogenese constatiren konnte.

zu dem in die Pfannenbildung eintretenden Abschnitt des Darmbeines und ossificirt auch von letzterem aus („Spina iliaca“); es handelt sich also um keine vierte Componente des Os pelvis (Mehnert). Ein „Postpubis“ im Sinne von Marsh kommt bei Vögeln nicht zur Entwicklung.

Säuger.

Bei Säugern bleiben die einzelnen Beckenstücke lange Zeit durch Knorpelzonen getrennt, später aber fliessen sie zu einer Masse zusammen. Stets spielt das Schambein beim Aufbau des Acetabulums den anderen Knochen gegenüber eine untergeordnete Rolle, ja es kann sogar gänzlich davon ausgeschlossen sein. Der Winkel, welchen die Achsen des Darm- und Kreuzbeines mit einander erzeugen, wird von den Monotremen an durch die Reihe der Säugethiere hindurch bis zu den Nagern immer spitzer.

Der ursprüngliche Typus einer Sitz- und Schambein-Symphyse findet sich noch bei Beutelthieren, vielen Nagern,

Fig. 138. Becken des Menschen, rechte Hälfte von aussen. Alle drei Beckenknochen, O. ilei (*Il*), O. ischii (*Is*) und O. pubis (*P*) im Acetabulum noch getrennt, *Fo* Foramen obturatum.

Fig. 138.

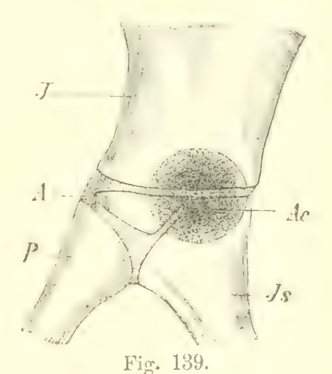


Fig. 139. Lagebeziehungen der sogenannten Pars acetabularis mit Zugrundelegung der Verhältnisse bei Viverra civetta. *Ac* Acetabulum, *A* Pars acetabularis, *I* Ileum, *Is* Ischium, *P* Pubicum.

Fig. 139.

Insektenfressern und Hufthieren. Bei manchen Insektenfressern, bei Carnivoren, noch ausgeprägter aber bei den höchsten Formen, den Primaten, kommt es mehr und mehr nur zu einer Verbindung der beiden Schambeine (Symphysis pubis). Nirgends herrscht eine grössere Mannigfaltigkeit in der Formation des Beckengürtels als bei Insektenfressern. Das Foramen obturatum ist stets rings von Knochen umrahmt[1]).

Von besonderem Interesse sind die bei Schnabel- und Beutelthieren beiderlei Geschlechts am vorderen Rand der Schambeine sich erhebenden Knochen, welche als **Beutelknochen (Ossa marsupialia)** bezeichnet werden. Sie nehmen ihre Richtung in mehr oder weniger divergirender Richtung nach vorn, liegen in die Wandungen der Unter-

[1]) Der Schwund der Hinterextremitäten ist natürlich auch auf den Beckengürtel von Einfluss, sodass letzterer z. B. bei Walthieren auf zwei in den Leibesdecken steckende Knochen reducirt ist. Diese sind als rudimentäre Scham-Sitzbeine zu betrachten und stehen weder unter sich, noch mit der Wirbelsäule in Verbindung. Die Bartenwale besitzen ausserdem noch ein Rudiment des Femur (Balaenoptera und Megaptera), Balaena dazuhin noch ein Rudiment der Tibia. Die Zahnwale zeigen von den beiden letztgenannten Knochen keine Spur.

bauchgegend eingeschlossen und dienen Muskeln zum Ursprung resp. Ansatz.

Die Beutelknochen bilden, wie ich mich im Laufe der letzten Jahre auf Grund eines umfassenden Materials sicher überzeugt habe und worin ich auch mit W. Leche übereinstimme, einen integrirenden Bestandtheil des Beckens und lassen sich bei jungen Beutlern in ihrem directen Zusammenhang mit dem Symphysenknorpel deutlich nachweisen (Fig. 140 B). Ihre Losgliederung ist erst ein secundärer Vorgang, und im Anschluss

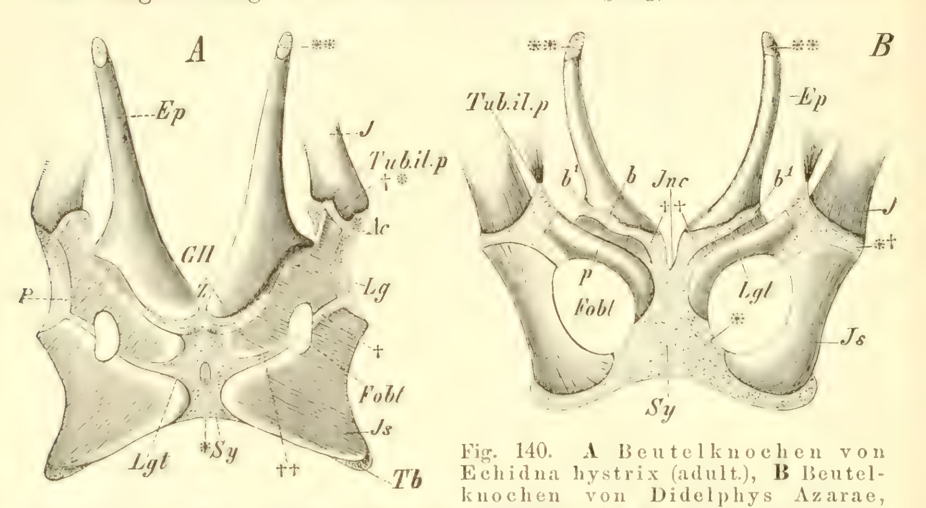


Fig. 140. A Beutelknochen von Echidna hystrix (adult.), B Beutelknochen von Didelphys Azarae, Fötus 5,5 cm Länge. Allgemein giltige Bezeichnungen: *Ep* Epipubis (Os marsupiale), *P* Pubis, *Sy* Symphysis ischio-pubica, *Js* Os ischii, *J* Ileum, *Fobt* Foramen obturatum, *Tub.il.p* Tuberculum ileo-pectineum, *Lg* und *Lgt* Ligamente zwischen der Sockelpartie des Epipubis und dem Pubis, ** Knorpelapophysen am vorderen Ende des Epipubis. Specielle Bezeichnungen auf Fig. 140 A: †*, †, †† Sutura ileo- und ischio-pubica, *Z* zungenartiger Vorsprung am vorderen Schambeinrand, *GH* Gelenkhöhle zwischen dem Sockel der Beutelknochen (Epipubis) und dem Schambein, *Tb* knorpeliges Tuber ischii. Specielle Bezeichnungen auf Fig. 140 B: †† knorpelige, mit der Cartilago interpubica zusammenhängende Ursprungsschenkel der Beutelknochen, *b* knorpeliger Sockel der Beutelknochen, b^1 äussere Ecke des letzteren, **† Sutura ischio-pubica und ileo-ischiadica.

daran bildet sich dann ein richtiges Gelenk mit Kapsel und Höhle zwischen ihnen und dem vorderen Rand des Schambeines aus (Fig. 140 A). Es kann, wie ich in meiner obenerwähnten Specialarbeit erwiesen habe, kein Zweifel darüber bestehen, dass derjenige Abschnitt des Wirbelthierbeckens, welchen ich von Polypterus an durch die ganze Amphibien- und Reptilienreihe hindurch als Epipubis bezw. als Processus epipubicus oder Cartilago epipubica bezeichnet habe, als eine den Beutelknochen der Monotremen und Marsupialier vollkommen homologe Bildung zu betrachten ist (vergl. Fig. 128).

So kann das Epipubis als eines der zähesten und ausdauerndsten Skeletelemente der Wirbelthiere im Allgemeinen bezeichnet werden; und von den Amphibien an erscheint dasselbe unter dem Gesichtspunkt eines, die Bauchdecken stützenden und festigenden Apparates, welcher bei den Mammalia aplacentalia diese seine Function in Anpassung an die Brutpflege bethätigt.

Was die Entwicklung des Säugethierbeckens betrifft, so legen sich, wie mich meine Untersuchungen am Maus- und Kaninchenbecken belehrt haben, das Ilium, Ischium und Pubis getrennt an, und stets verwächst dann das Ilium zuerst mit dem Ischium, während das schlanke Pubis am längsten selbständig bleibt. Das Pubis erzeugt, wie Mehnert ganz richtig bemerkt, keine Acetabularfortsätze; dagegen schiebt sich das Ischium mit seinem Processus iliacus[1]) allmählich zwischen den Processus ilei acetabularis pubicus und ischiadicus hinein, und verbindet sich mit der „Acetabularbodenplatte des Ilium". So wird also der Boden des Acetabulums, theils vom Ilium, theils vom Ischium aus gebildet, wie dies in der Schrift von Mehnert des Genaueren nachzulesen ist (vergl. das Literaturverzeichniss).

9. Freie Gliedmassen.

Fische.

Nachdem ich auf die Entwicklung der freien Gliedmassen schon bei der Anlage des Schulter- und Beckengürtels eingegangen bin, erübrigt jetzt nur noch eine Skizze ihres anatomischen Baues. Ich werde dabei stets die Bauchflosse als das einfachere und primitivere Organ zuerst besprechen und mich nachher erst zur Brustflosse wenden.

Die **Selachier** besitzen das am reichsten gegliederte knorpelige Flossenskelet, und was die **Bauchflosse** anbelangt, so handelt es sich in der Regel um zwei Hauptstücke, welche mit dem Beckengürtel in Verbindung stehen, und welche nach der Peripherie zu eine verschieden grosse Zahl von gegliederten Knorpelstrahlen (Radien) tragen. Jene beiden Hauptstücke, woran das vordere (inconstante) als Propterygium bezeichnet wird, sind, wie ich schon bei der Entwicklung des Beckens gezeigt habe, ursprünglich aus dem Zusammenfluss der proximalen Enden der primitiven Knorpelstrahlen hervorgegangen zu denken. Je nachdem der Verwachsungsprocess erfolgt, wird es sich um Schwankungen in den Form- und Lageverhältnissen des Pro- und Metapterygiums handeln[2]), so dass diese beiden Basalstücke

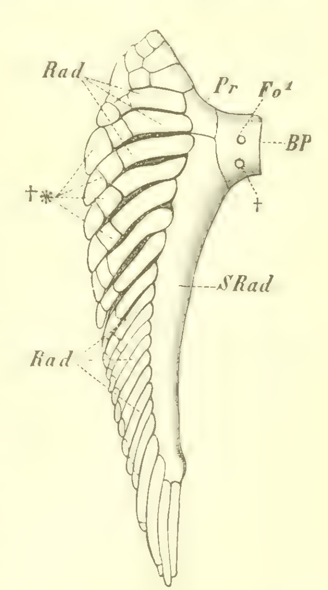


Fig. 141. Rechte Bauchflosse von Heptanchus, von der Ventralseite. *BP* Beckenplatte, *Fo*[1], † Nervenlöcher, *Pr* Propterygium, *SRad* Stammradius s. Metapterygium, *Rad*, *Rad* Radien, welche bei †* secundäre Abgliederungen zeigen.

[1]) Somit bleibt bei Säugethieren, bei denen das Pubis an der Pfannenbildung Theil nimmt, zwischen Ischium und Pubis, in anderen Fällen, wo jene Betheiligung nicht stattfindet, zwischen Ischium und dem cranialen Acetabularfortsatz des Ilium, eine Lücke in der Umrandung des Acetabulum (Incisura acetabuli) (Mehnert).

[2]) Mit dem distalen Ende des Metapterygiums, und zwar in dessen Achsenverlängerung liegend, verbindet sich eine Anzahl von Knorpelstückchen, sog. Basalanhänge, welche beim Männchen als Begattungsorgane fungiren. Einfacher gebaut als bei vielen Haien und Rochen ist der Apparat bei Chimären, wo man

keinen streng typischen Charakter zeigen. Dies beweist auch die **Brustflosse** (Fig. 142), wo in der Regel noch ein drittes Stück, das sogenannte Mesopterygium hinzukommt. Auf die ausserordentlich zahlreichen Variationen — es können auch vier Basalia vorkommen — kann hier nicht näher eingegangen werden. Es mag genügen, auf die ungleich reichere, durch die wichtigere physiologische Function bedingte Gliederung der Brustflosse der Bauchflosse gegenüber aufmerksam zu

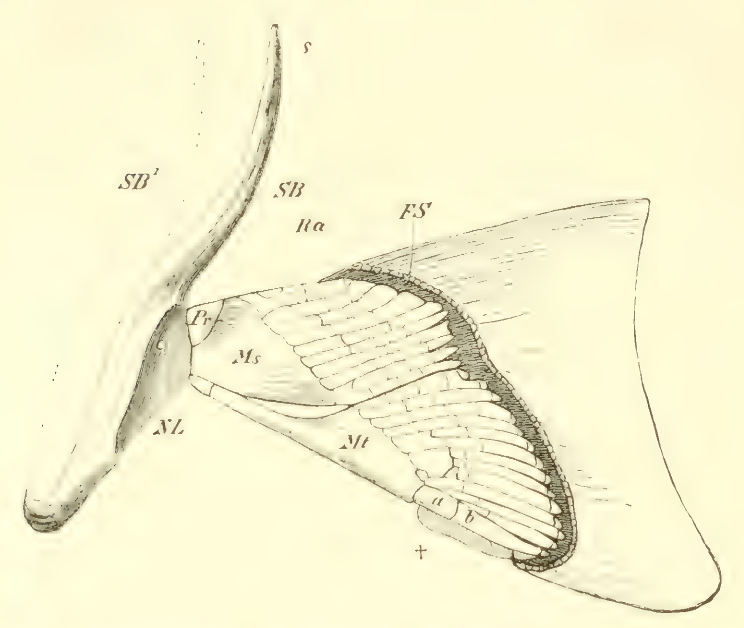


Fig. 142. Schultergürtel und Brustflosse von Heptanchus. *SB*, *SB*[1] Schultergürtel, bei *NL* von einem Nervenloch durchbohrt, *Pr*, *Ms*, *Mt* die drei Basalstücke der Flosse, das Pro-, Meso- und Metapterygium, *Ra* knorpelige Flossenstrahlen (Radien), *a*, *b* in der Achse des Metapterygiums liegende Radien, † jenseits der letzteren liegender Strahl (Andeutung eines biserialen Typus), *FS* durchschnittene Hornfäden.

machen. Bei beiden Flossen findet übrigens dadurch noch eine sehr bedeutende Oberflächenvergrösserung statt, dass sich an der Peripherie der Radien noch sogenannte Hornfäden (Fig. 142 *FS*) anschliessen. Von denselben war oben schon die Rede.

Mit Ausnahme eines oder einiger weniger, jenseits der metapterygialen Achse fallender Knorpelstrahlen (Fig. 142 †) gehen alle übrigen Knorpelstrahlen (*Ra*) nur auf einer Seite vom Meta- und Mesopterygium ab (uniserialer Typus).

---

drei discrete, stabförmige Gebilde unterscheidet, von welchen zwei die directe Rückwärtsverlängerung des Basale metapterygii vorstellen. Auf der medialen Fläche besitzt jedes dieser beiden Stücke eine Rinne, welche von einem dritten, plattenartigen Stück zu einem Canal abgeschlossen wird. Beim Weibchen findet sich an Stelle dieses complicirten Apparates nur ein am Hinterende des Metapterygiums liegendes, dünnes Knorpelstäbchen.

Dipnoi.

Bei den Dipnoërn sind die Brust- und Bauchflossen principiell nach einem und demselben Typus gebaut, jedoch weisen die letzteren auch hier etwas einfachere Verhältnisse (einfacherer Radiensaum) auf. Bei beiden unterscheidet man einen aus knorpeligen Gliedstücken bestehenden Haupt- oder Mittelstrahl, an den sich rechts und links eine grosse Zahl von ebenfalls gegliederten Nebenstrahlen anreihen, ohne dass man jedoch dabei von einer strengen Symmetrie sprechen kann. So entsteht das Bild eines Federbartes, und der Vergleich liegt um so näher, als sich in peripherer Richtung noch eine Menge dicht gedrängter Hornfäden anschliessen (Fig. 143). Das oberste (basale) Stück des Hauptstrahles („Zwischenstück"), welches keine Nebenstrahlen trägt, steht in Gelenkverbindung mit dem Schultergürtel. (Vergl. das Becken der Dipnoër.)

So handelt es sich hier also im Gegensatz zu den Selachiern und, wie ich gleich hinzufügen kann, zu den Ganoiden und Teleostiern um einen zweireihigen oder biserialen Flossentypus[1]).

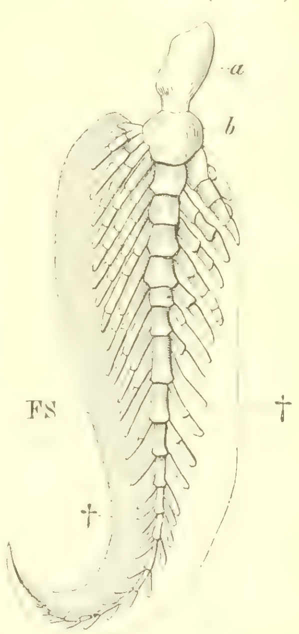


Fig. 143. Brustflosse von Ceratodus Forsteri. *a*, *b* Die zwei ersten Gliedstücke des axialen Hauptstrahles, von welchen *a* das „Zwischenstück" darstellt, †† Nebenstrahlen, *FS* Hornfäden, welche nur auf einer Seite dargestellt sind.

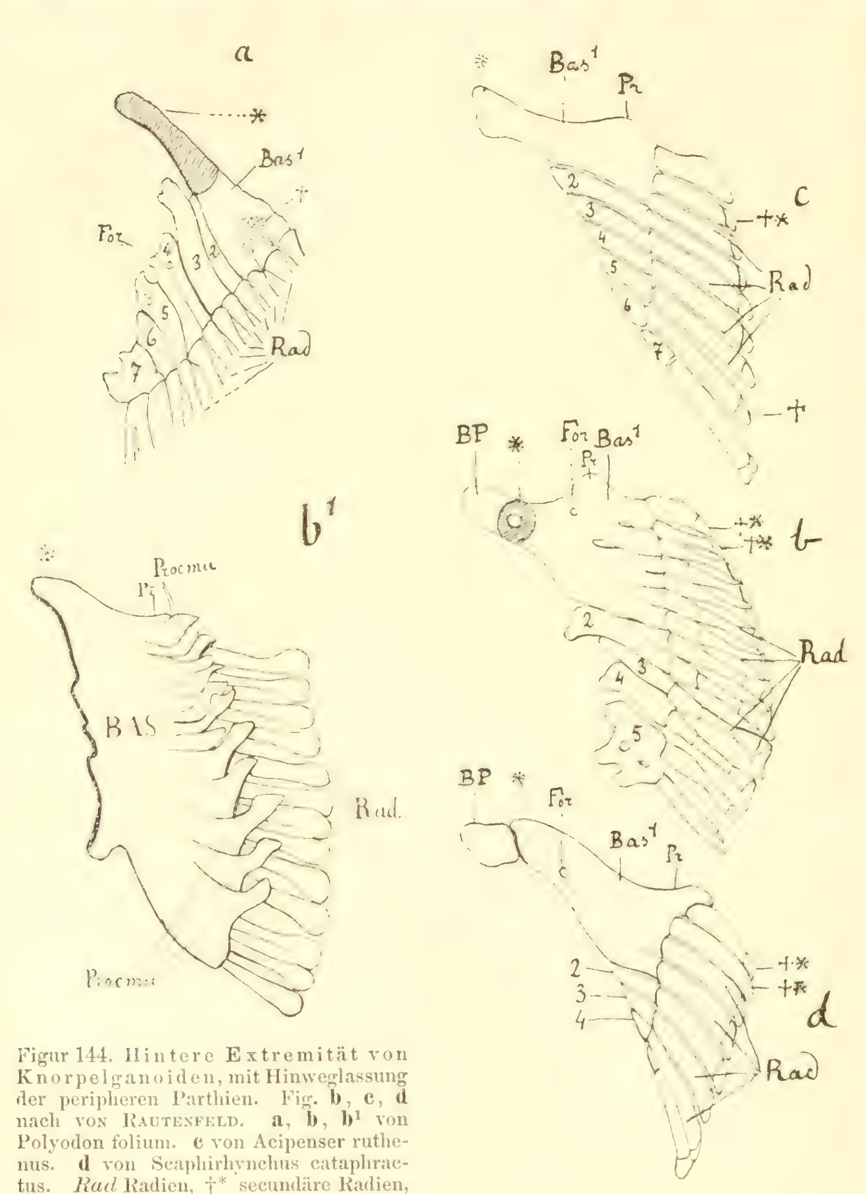
Die alten Formen Xenacanthus und Pleuracanthus beweisen, dass jener biseriale Typus zuerst an der Brustflosse angebahnt und erst später auf die Bauchflosse übertragen wurde (Wiedersheim); die Art und Weise aber, wie er zu Stande kam, lässt sich, bevor die Entwicklung des Ceratodus bekannt geworden sein wird, nicht mit Sicherheit bestimmen. Wahrscheinlich handelt es sich schon in früher Embryonalzeit um fächerartig angeordnete, proximalwärts convergirende primitive Radien, welche anfänglich zu zwei axial liegenden, parallel laufenden Stammreihen verwachsen. Diese beiden Stammreihen werden sich dann secundär zu dem einzigen Haupt- oder Mittelstrahl vereinigen, wie er auf Fig. 143 abgebildet ist. Dass die zwei bis drei vordersten Basalstücke des Mittelstrahles das Product mit einander verwachsender Einzelradien sind, kann man auch an erwachsenen Thieren noch deutlich erkennen (vergl. mein Buch über das Gliedmassenskelet).

Ganoiden.

Bei Ganoiden ist die Architektur des Flossenskelets eine ungleich einfachere als bei Selachiern, und dies prägt sich vor Allem durch geringere Zahl der primitiven Radien aus, welche zu ihrem Aufbau verwendet werden.

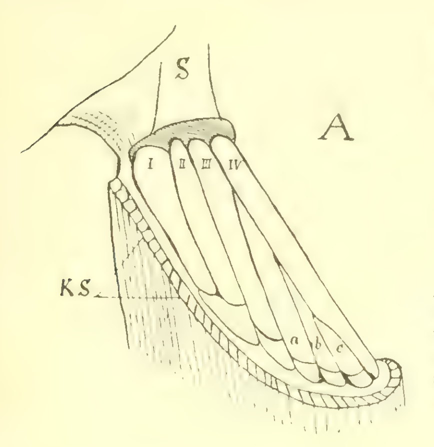
[1]) Bei Ceratodus ist derselbe am besten und deutlichsten ausgesprochen, während es sich bei Protopterus und Lepidosiren um sehr starke Rückbildungen handelt, sodass hier fast nur noch der gegliederte Mittelstrahl übrig geblieben ist (vgl. Fig. 80).

Was zunächst die **Bauchflosse** der Knorpelganoiden anbelangt, so setzt sie, wie ich schon bei der Schilderung des Beckens auseinandergesetzt habe, mit der Anlage von zarten, vollkommen getrennten Knorpelradien ein. Diese verwachsen dann, bald in geringerer,



Figur 144. Hintere Extremität von Knorpelganoiden, mit Hinweglassung der peripheren Parthien. Fig. **b**, **c**, **d** nach VON RAUTENFELD. **a**, **b**, **b**¹ von Polyodon folium. **c** von Acipenser ruthenus. **d** von Scaphirhynchus cataphractus. *Rad* Radien, †* secundäre Radien, *Bas*¹ vorderstes (proximales) Basale, von welchem sich in Figur **b** und **d** eine Beckenplatte *BP* abgegliedert hat, * proximalwärts sich erstreckender Fortsatz von *Bas*¹, † von Gallert erfüllter Hohlraum in *Bas*¹, *2—7* die weiter nach hinten (distalwärts) liegenden Basalia, z. Th. von Nervenlöchern *For* durchbohrt, *BAS* Basale commune mit 13 Processus musculares (*Procmu*), *Pr* Propterygium(?) (Praepubis?)

bald in grösserer Zahl mit ihren proximalen Enden zu einem Basale, das von Nervenlöchern durchbohrt sein und von welchem sich eventuell noch eine höchst primitive Beckenplatte abgliedern kann



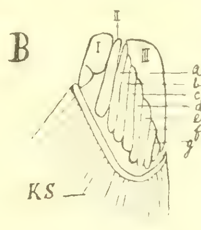


Fig. 145. A Linke Brustflosse von Spatularia. Dieselbe ist nach aussen gedreht und weit herabgezogen.

B Linke Brustflosse von Amia, nach abwärts geschlagen, von der Dorsalseite gesehen. *I*, *II*, *III*, *IV* knorpelige Radien, welche mit dem Schultergürtel *S* in Verbindung treten, *a—g* Radien, welche von der Berührung mit dem Schultergürtel ausgeschlossen und mit dem hinteren Randstrahl *III* bezw. *IV* in Verbindung stehen. *KS* zurückgeschnittene Knochenstrahlen.

(Fig. 144, *a—d*). Ob jenes Basale dem Metapterygium der Selachier gleich zu erachten ist, mag dahingestellt bleiben; wichtiger erscheint mir zu betonen, dass man, streng genommen, dabei von keinem „Hauptstrahl", welchem man Nebenstrahlen gegenüberstellen könnte, reden kann, denn das Basale ist polymeren Ursprungs und stellt nichts Anderes dar als ein Multiplum vorher getrennter Einzelstrahlen. Dies ist im Hinblick auf die Stammesgeschichte der terrestrischen Wirbelthiere sehr wohl im Auge zu behalten!

Die **Brustflosse** der Knorpelganoiden zeigt die ursprünglichen Verhältnisse schon etwas verwischt; gleichwohl aber besteht auch sie aus einer, bei verschiedenen Formen verschieden grossen Zahl von Knorpelstrahlen. Vier erreichen bei Polyodon folium (Spatularia), fünf bei Acipenser ruthenus den Schultergürtel, während drei davon ausgeschlossen werden und zwischen den dritten und vierten Strahl zu liegen kommen (Fig. 145).

Bei Amia, wo die zwei starken Randstrahlen proximalwärts stark convergiren, erreicht ausser ihnen nur noch ein einziger Strahl den Schultergürtel, und an diese Verhältnisse schliesst sich die hoch entwickelte Brustflosse von **Polypterus.** Ich verweise hierüber auf Fig. 146,

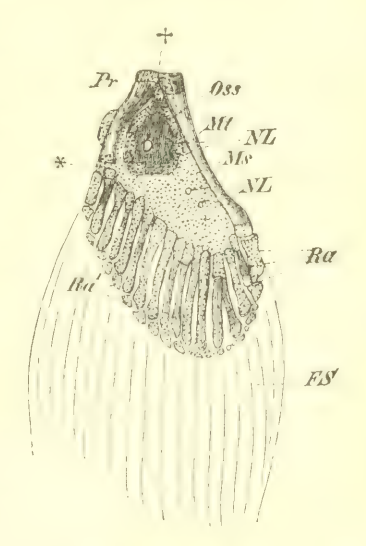


Fig. 146. Brustflosse von Polypterus. *Pr*, *Ms*, *Mt* Pro-, Meso- und Metapterygium, wovon das erst- und letztgenannte bei † zusammenstossen und so das Mesopterygium von der Schulterpfanne ausschliessen, *Oss* Ossificationsherd im Mesopterygium, * Theil des knorpeligen Mesopterygiums, welcher sich zwischen das distale Ende des Propterygiums und die erste Radienreihe einschiebt, *Nl*, *Nl* Nervenlöcher im Mesopterygium, *Ra*, *Ra*[1] Radien erster und zweiter Ordnung, *FS* Flossenstrahlen.

wo ich die GEGENBAUR'schen Bezeichungen aufrecht erhalten habe, ohne dadurch meine Uebereinstimmung damit erklären zu wollen, denn ich bin keineswegs überzeugt, dass die den Verhältnissen der Selachier entlehnten Bezeichnungen einfach auf diejenige des Polypterus übertragen werden dürfen.

Wenn ich gleichwohl dieselben Namen gebrauche, so geschieht dies nur aus dem Grunde, weil ich für jetzt den Augenblick noch nicht für gekommen erachte, andere bessere dafür einzuführen.

Was die **Bauchflosse** von Polypterus und den übrigen Knochenganoiden betrifft, so lässt sie sich ohne Weiteres auf diejenige der Knorpelganoiden zurückführen, und wenn auch ihre Entwicklungsgeschichte nicht bekannt ist, so lässt sich doch mit Sicherheit annehmen, dass z. B. das Basale von Polypterus aus der Concrescenz von vier primitiven Radien hervorgegangen ist (vergl. Fig. 123). Es handelt sich also bei der Bauchflosse der Knochenganoiden den Sturionen gegenüber um eine starke Reduction in der Radienzahl.

Teleostier.

Bei Teleostiern hat die eben betonte Rückbildung an der Bauch- und Brustflosse (es handelt sich dabei um ein stets gesteigertes Zurücktreten des Knorpelskeletes dem secundären (Knochen-) Skelet gegenüber) noch grössere Fortschritte gemacht, doch kann hier nicht weiter darauf eingegangen werden, und ich verweise auf pag. 202 bis 204 und die dort gegebenen Abbildungen meines Lehrbuches der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere.

Allgemeine Betrachtungen über die Gliedmassen der höheren Wirbelthiere.

So leicht sich auch das Flossenskelet sämmtlicher Hauptgruppen der Fische auf einen Grundtypus zurückführen lässt, so schwierig erscheint von hier aus die Anknüpfung an die Extremitäten der Amphibien. Zwischen beiden scheint eine tiefe, auf die verschiedenen Lebensbedingungen zurückzuführende Kluft zu existiren, und es wird sich um die Beantwortung der Frage handeln: wie ist aus der nur für das Wasser eingerichteten Flosse die Gliedmasse eines luftathmenden, für die Bewegung auf dem Lande bestimmten Wirbelthieres, eines Urlurchs, entstanden? Die Lösung dieses cardinalen Problems ist in befriedigender Weise wohl nur von künftigen paläontologischen Forschungen zu erwarten. Gleichwohl aber möchte ich meine Stellung hierzu, soweit dies auf Grund vergleichend-anatomischer, paläontologischer und embryologischer Studien möglich ist, kurz skizziren.

Ich betrachte die Selachier als eine Grundform, welche in ihrer Phylogenie kein Dipnoërstadium durchlaufen hat. Neben Selachiern kommen Dipnoër und Ganoiden bereits im Devon vor, ja vielleicht reichen alle drei noch bis in den Silur. Dipnoër und Ganoiden sind aber offenbar bereits modificirte Formen, welche beide in den Urselachiern, aus welchen auch Pleuracanthus und Xenacanthus hervorgegangen sein müssen, wurzeln. Diese beiden letzteren, noch sehr primitiven Typen liegen auf jener Etappenstrasse, welche sich einerseits in der Richtung gegen die Crossopterygier mit dem recenten Polypterus und die Sturionen,

andererseits gegen die recenten Dipnoër abzweigt. Es sind noch, um mich so auszudrücken, Mischformen, welche in der Beckenflosse den Ganoiden- und Selachier-, in der Brustflosse aber schon den Dipnoër-Typus in sich vereinigen. Die biseriale Flossenform wurde, wie oben bemerkt, zuerst in der vorderen, äusseren Einwirkungen stärker ausgesetzten Extremität angebahnt, durchgeführt, und trat dann erst in der ursprünglichen, einfacher gestalteten und weniger starken Schwankungen unterliegenden Beckenflosse auf. Spuren dieses Entwicklungsganges liegen ja auch noch in dem recenten Ceratodus vor, worauf ich ebenfalls schon früher aufmerksam gemacht habe.

Bei der Frage nun, wo sich die terrestrischen Wirbelthiere abgezweigt haben, kann es sich meiner Ueberzeugung nach um keine Formen von einem besonders radienreichen Flossentypus handeln. Gegen einen solchen sprechen die mechanischen, die entwicklungsgeschichtlichen sowie die Organisationsverhältnisse der Urodelengliedmassen überhaupt; also werden wir uns nach einer Fischform umsehen müssen, wo eine Reduction der Flossenstrahlen bereits angebahnt war. Eine solche aber kann nur auf jenem Seitenwege der oben bezeichneten Etappenstrasse liegen, welcher sich zu den Ganoiden abzweigt. Hier finden wir die gesuchte Reduction im Flossenskelet, und zugleich sehen wir das charakteristische Basalstück von Pleuracanthus in seiner typischen Lage und Form auf die Beckenflosse der Knorpel- und Knochenganoiden fortvererbt (Fig. 122, 123, 128, 147 bei *Bas*[1]).

Im Folgenden halte ich es nun im Interesse einer klareren Darstellung für gerathen, die freie Extremität getrennt von der Stammesentwicklung des Beckens zu besprechen.

Bei Zugrundelegung einer ganoidenartigen Urform erscheint es mir ziemlich einerlei, ob man sich bezüglich ihrer Beckenflosse mehr an diejenige der Sturionen oder an diejenige solcher Ganoiden halten will, aus welchen sich die Polypteriden herausentwickelt haben. Zwischen beiden bestehen keine principiellen, sondern nur graduelle Unterschiede, welche sich auf die mehr oder weniger starke Reduction gewisser Flossenstrahlen und auf gewisse Punkte des Beckens beziehen. Immerhin liegen die Verhältnisse bei Polypterus so, dass, wie ich später zeigen werde, eine Anknüpfungsmöglichkeit an terrestrische Formen einer-, sowie an die recenten Dipnoër andererseits von hier aus plausibler erscheint, als von den noch primitiver und deshalb indifferenter sich verhaltenden Knorpelganoiden aus.

Dass das Basale der freien Flosse, in welchem vielleicht einige propterygiale, im Wesentlichen aber metapterygiale Elemente (im Sinne Gegenbaur's) stecken mögen, zum Femur resp. Humerus wird, kann keinem Zweifel unterliegen. Für ebenso berechtigt halte ich es, einige der peripher sich anschliessenden, getrennt bleibenden Knorpelstrahlen als die späteren Bau-Elemente des Unterschenkels bezw. des Vorderarmskelets, d. h. der Tibia und Fibula (Radius und Ulna), in Anspruch zu nehmen. Welche derselben es sein mögen, ob diejenigen, welche am Basale der Sturionen mehr kopf- oder mehr caudalwärts aufgereiht liegen, wage ich nicht zu entscheiden, denn dazu müsste man vor Allem wissen, in welcher Weise die betreffende Zwischenform ihre Flosse zuerst als primitives Stütz- und Hebelorgan auf den festen Untergrund aufsetzte.

Bei Polypterus dagegen möchte ich mich in dieser Beziehung für die beiden medianwärts liegenden Strahlen (Fig. 147 A[1] *Rad*)

entscheiden, erstens, weil diese, resp. die distal sich anschliessenden Skeletstücke, bei einem künstlichen Versuch, die Flosse auf eine Unterlage zu setzen, zunächst mit letzterer in Berührung kommen, und zweitens, weil die lateralen Radien (*Rad*²) schon ihrer ganzen Configuration nach auf den Aussterbe-Etat gesetzt erscheinen.

Vor Allem aber ist dabei ausdrücklich zu betonen, dass jene Strahlen, mögen sie nun aus dieser oder jener Abtheilung der ursprünglichen Gruppe stammen, einander coordinirt sind. Darauf weist ja auch die gleichmässige Entwicklung des bei Urodelen aus ihnen hervorgehenden Unterschenkel- und Vorderarmskelets zurück.

Distalwärts vom Basale kann man also bei terrestrischen Wirbelthieren von keinem Hauptstrahl mehr reden, und auch bei Fischen ist dies nur in bedingter Weise möglich, da ein solcher nur ein secundäres Gebilde bedeutet, das, wie wir wissen, einer Summe von primitiven, ursprünglich ebenfalls einander coordinirten Strahlen seine Entstehung verdankt. Aus diesem Grunde dürfte es sich empfehlen, den Namen „Hauptstrahl“ ein für allemal fallen zu lassen, und dafür den passenderen Ausdruck Basale zu gebrauchen.

Dass es mit der Aufstellung eines Hauptstrahles und mit dem Versuch, denselben in seiner Fortsetzung auch am Unterschenkel und Vorderarm der über den Fischen und Dipnoërn stehenden Wirbelthiere nachzuweisen, von jeher etwas Missliches hatte, beweist schon die Thatsache, dass keiner der zahlreichen Forscher hierin zu einem allseitig befriedigenden Resultat gelangen konnte.

Der Grundfehler aber lag darin, dass man auch für die terrestrischen Vertebraten stets direct von den primitiven Verhältnissen der Selachier ausgehen, und ihren langen, als Collector für alle Seitenstrahlen dienenden Hauptstrahl in toto auch auf jene übertragen zu müssen glaubte. Dazu kam, dass die Ganoiden, weil sie einmal im Geruch der „Rückbildung“ standen, geradezu in Verruf und für untauglich erklärt wurden, ihrerseits zum Ausbau der Stammesgeschichte der Wirbelthiergliedmassen etwas Erhebliches beizutragen. Damit befand man sich, wie ich immer deutlicher erkenne, in einem grossen und beklagenswerthen Irrthum.

Was nun die Entstehung des **Fussskeletes** betrifft, so sieht es bezüglich einer Erklärung, d. h. hinsichtlich einer Ableitung desselben von einer Fischflosse viel schlimmer aus, als dies, wie ich zu zeigen versucht habe, für die beiden proximal sich anschliessenden Segmente der terrestrischen Extremität der Fall ist. Immerhin aber ergeben sich einige, wenn auch nur geringe Anhaltspunkte, und diese bestehen darin, dass sich an der Peripherie der Knorpelstrahlen jedes Flossenskelets das Bestreben einer Abgliederung und Spaltung von Knorpelelementen zweiter, dritter etc. Ordnung kundgiebt.

Es beruht dies unter Anderem auf einer ausgezeichneten Ernährung jener distalen Zone und prägt sich schon in früher Embryonalzeit durch das Auftreten eines starken Randgefässes daselbst aus.

Stellt man sich nun vor, dass unter gleichzeitiger Drehung der Extremität durch das Aufsetzen und Anstemmen des Flossenrandes auf einer festen Unterlage ein Reizzustand gesetzt wurde, so ist es nicht undenkbar, dass jene distale Zone des Knorpelskeletes mit einem

kräftigen Sprossungsprocess, welcher zur Bildung eines Fussskeletes führte, darauf reagirte.

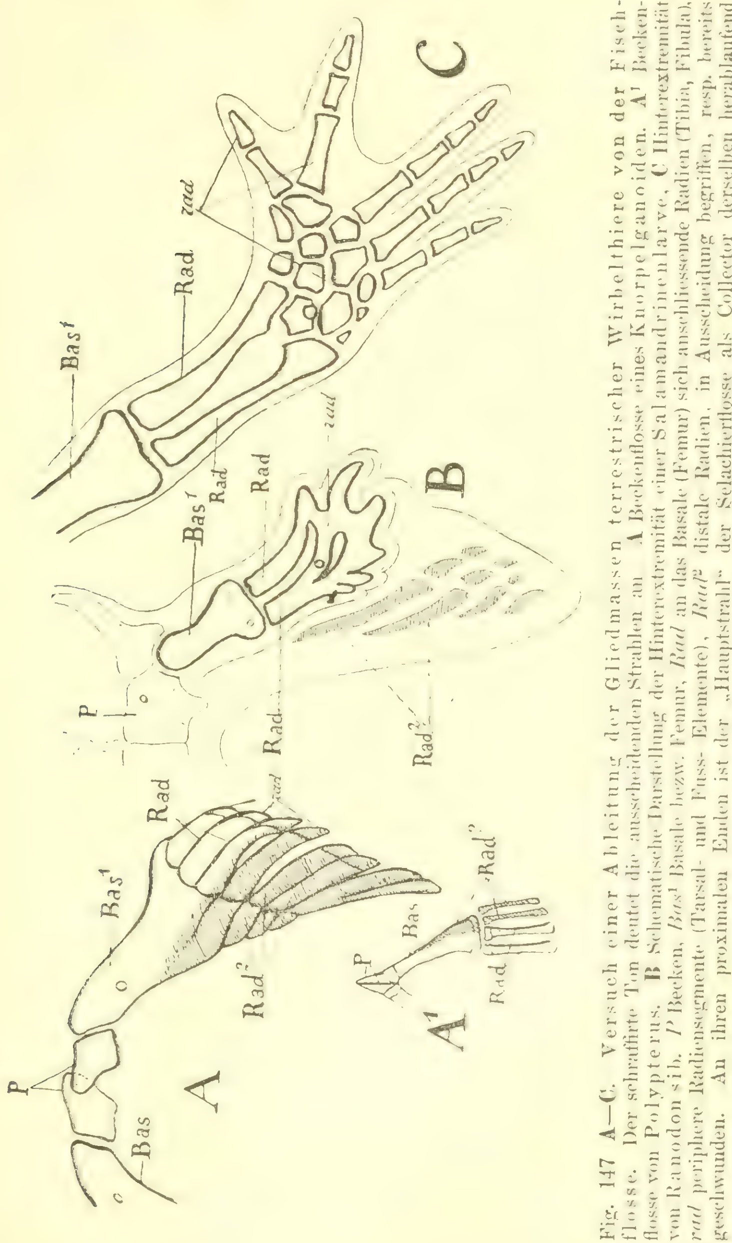


Fig. 147 A—C. Versuch einer Ableitung der Gliedmassen terrestrischer Wirbelthiere von der Fischflosse. Der schraffirte Ton deutet die ausscheidenden Strahlen an. A Beckenflosse eines Knorpelganoiden. A¹ Beckenflosse von Polypterus. B Schematische Darstellung der Hinterextremität einer Salamandrinenlarve. C Hinterextremität von Ranodon sib. *P* Becken, *Bas¹* Basale bezw. Femur, *Rad* an das Basale (Femur) sich anschliessende Radien (Tibia, Fibula), *rad* periphere Radiensegmente (Tarsal- und Fuss- Elemente), *Rad²* distale Radien, in Ausscheidung begriffen, resp. bereits geschwunden. An ihren proximalen Enden ist der „Hauptstrahl" der Selachierflosse als Collector derselben herablaufend zu denken.

Insofern würde also das Fussskelet zum grössten Theil eine neue Erwerbung darstellen; ob sich dies aber thatsächlich so verhält, ist schwer zu erweisen, und hierbei muss eben wieder die Lösung des

Problems von paläontologischer Seite erhofft werden. Gleichwohl aber möchte ich dabei auf die Enaliosaurier-Flosse mit ihren, sicherlich erst secundär angebildeten Phalangen, sowie auf die Ontogenie der Cetaceen, wo sich bekanntlich ebenfalls noch eine Neubildung von Fingerstrahlen am ulnaren Rand bei Beluga zeigt, hinweisen. Auch gehört hierher die schon vor langer Zeit von mir beobachtete Vermehrung des Os centrale beim Axolotl. Meine Worte lauteten damals: „Die Thatsache, dass die Häufigkeit eines doppelten Centrale mit dem Alter des Thieres stetig zunimmt, während wir demselben bei jungen Thieren nur ausnahmsweise begegnen, alles dies kann die oben als typisch hingestellte ursprüngliche Doppelnatur jenes Stückes als zweifelhaft und eine Art secundärer Abspaltung in mehrere Stücke vielleicht als plausibler erscheinen lassen“ [1]). — In neuester Zeit hatte ich Gelegenheit, ein junges, nur 12,2 cm messendes Exemplar von Menopoma, das ich der „Smithsonian-Institution“ zu Washington verdanke, auf diesen Punkt zu untersuchen. Dasselbe besass sowohl im Carpus wie im Tarsus nur ein einziges Centrale! —

Für alle diese Ausführungen verweise ich auf Textfigur 147 A, A [1]—C, auf welcher ich die ausscheidenden Radien schraffirt, die bleibenden hell dargestellt habe. Ebendaselbst findet sich auch eine ausführliche Figuren-Erklärung.

Was die Zeit der Entstehung der ersten, auf ein terrestrisches Leben berechneten Gliedmasse betrifft, so handelt es sich jedenfalls um eine Erdperiode, die der carbonischen lange vorherging, denn wie die paläontologischen Funde beweisen, war das amphibische Geschlecht der Stegocephalen in den Sümpfen der Kohlenformation bereits zu völliger Ausbildung gediehen. Während jenes Umbildungsprocesses der Gliedmassen, des allmählichen Durchbruches der blindgeschlossenen Riechgruben, der Entstehung einer Lunge und der Veränderung der Kreislaufverhältnisse müssen ungeheure Zeiträume verflossen sein, in welchen man noch keinen eigentlichen Fuss, sondern die Mischform eines solchen und einer Flosse anzunehmen hat.

Um nun noch einmal auf die bei Urodelenlarven sich ausbildenden, knorpeligen Tarsal- bezw. Carpalsäulen zurückzukommen (Fig. 147, B, C), so erscheint es mir nicht unmöglich, dass die mittlere derselben als distaler Rest eines Strahles gedeutet werden darf, der einst von dem später zu besprechenden Os intermedium an proximalwärts zwischen Tibia und Fibula resp. zwischen Ulna lag, und an dessen Stelle später das Ligamentum interosseum getreten ist.

Darauf scheinen mir auch folgende Enaliosaurier hinzuweisen: Sauranodon (Baptanodon, Marsh), Ichthyosaurus und Pliosaurus portlandicus (Owen), Plesiosaurus Manseli (Hulke). Bei allen diesen stossen bekanntlich drei Stücke an den Humerus. Gleichwohl ist aber bei einer Beurtheilung dieser Verhältnisse Vorsicht geboten, da es sich auch um secundäre Erwerbungen handeln kann.

[1]) Schon Götte und G. Baur haben darauf aufmerksam gemacht, und ich selbst habe im speciellen Theil meiner Arbeit darauf hingewiesen, dass sich bei Urodelen-Larven nicht gleich von Anfang an eine fünfstrahlige, sondern zunächst nur eine zweistrahlige, auf die beiden ersten Finger bezügliche Anlage zeigt. Erst allmählich kommt es gegen die ulnare Seite hin zur Herausbildung weiterer Finger. Auf Grund dieser Thatsache und des biogenetischen Grundgesetzes könnte man annehmen, dass jene auf der Ulnarseite sich anbildenden Finger vielleicht erst in der Reihe der Urodelen erworben wurden.

Zu Gunsten der genetischen Zusammengehörigkeit der freien Extremität und der betreffenden Gürtelzone spricht auch noch bei Amphibien und Amnioten der Umstand, dass sich beide ursprünglich als eine einheitliche Mesoblastmasse anlegen, in welcher erst später die einzelnen Knorpelherde auftauchen. Der erste liegt stets im Femur bezw. Humerus, d. h. die Skeletogenese erfolgt genau wie bei Fischen, regelmässig von der Peripherie her, um dann erst [zuweilen oft unter gleichzeitiger Verknorpelung des Unterschenkels (Vorderarmes)] die central liegenden Gürteltheile zu ergreifen. Somit bethätigen sich letztere bis zu den höchsten Vertebraten empor als spätere Erwerbungen.

Ehe ich mich nun zur speciellen Schilderung der charakteristischen Merkmale des Gliedmassenskeletes der terrestrischen Thiere wende, möchte ich einer wichtigen und sehr bedeutsamen Arbeit Hatschek's gedenken. Dieselbe behandelt in lichtvollster Weise die physiologischen Processe, wie sie sich bei der Umwandlung der Flosse abgespielt haben müssen. Nachdem Hatschek auf die grosse Kluft, welche zwischen Flosse und Fuss besteht, hingewiesen hat, fährt er folgendermassen fort: „Schon in seiner äusseren Gestaltung kann der Fuss nur auf frühem embryonalen Stadium, wo er einen lappenartigen Körperfortsatz vorstellt, mit der Flosse verglichen werden, wobei wir berücksichtigen müssen, dass die letztere noch mit einem besonderen äusseren Flossensaume versehen ist“ etc.

„In der Ruhelage, d. h. bei Horizontalstellung der Flosse, unterscheidet man eine dorsale und eine ventrale Fläche. Erstere wird, wenn die Flosse nach aufwärts geschlagen wird, dem Rumpf angedrückt, letztere schaut nach aussen, oder umgekehrt: wenn die Flosse nach abwärts geschlagen wird, so wird die dorsale Fläche nach aussen, die ventrale medianwärts gewendet. Die vordere und hintere Kante behält bei beiden Bewegungsarten ihre charakteristische Stellung (craniale resp. caudale Richtung).“

Brust- und Bauchflossen verhalten sich hierin im Allgemeinen übereinstimmend.

Die Extremität der terrestrischen Thiere zeigt eine viel freiere Beweglichkeit, als dies bei der Flosse der Fall ist. Wird die Extremität einer Salamanderlarve z. B. nach abwärts geschlagen, so schaut ihre Streckseite nach aussen, ihre Beugeseite medianwärts, der Daumen ist dabei kopf-, der kleine Finger schwanzwärts gerichtet, und dasselbe gilt auch für die hintere Extremität.

Die Aufwärtsstellung wird nun, wie Hatschek sehr richtig bemerkt, nicht etwa wie bei den Fischen durch einfaches Aufwärtsschlagen der Extremität (Drehung um eine in der Längsrichtung des Körpers verlaufende Gelenkachse) herbeigeführt, sondern dadurch, dass die Extremität längs der Seitenfläche des Körpers nach hinten und aufwärts geführt wird (Drehung um eine transversale Gelenkachse); bei Aufwärtsstellung bleibt aber — wie bei Abwärtsstellung — die Streckseite der Extremität nach aussen gewendet, während die Beugeseite der Fläche des Rumpfes sich anlegt.

Daraus folgt, dass „die beiden Typen der Extremitäten nur in einer bestimmten Stellung mit einander verglichen werden dürfen, und zwar in der Abwärtsstellung oder — da uns dies zu demselben Resultate führt und dabei richtiger und praktisch anschaulicher ist — in der Horizon-

talstellung, wobei wir die Thiere in der identischen Lage, etwa von der Bauchseite aus, betrachten" [1]).

Gegenbaur — und darauf hat auch schon Huxley hingewiesen — ist also im Irrthum, wenn er den hinteren Rand der Flosse mit der Radialseite des vorderen Fusses vergleicht. Er hat aber auch die Dorsal- und Ventralseite der Flosse in ihrer Beziehung zur Streck- und Beugeseite des Fusses in unzutreffender Weise aufgefasst.

Bei urodelen Amphibien verhalten sich die vordere und hintere Extremität in ihren Lagebeziehungen zum Körper noch annähernd gleich; sie gehen noch in stark transversaler Richtung vom Rumpfe ab. Ellbogen- und Kniegelenk sind noch annähernd nach aussen gedreht; ersteres schaut zugleich mit seiner Convexität ein wenig nach hinten, letzteres etwas nach vorne; der stützende Theil des Vorderfusses schaut hier wie dort nach aussen, der erste (radiale, tibiale) Finger wird mit Recht als vorderster in der Reihe der Finger gezählt.

Bei den höheren vierfüssigen Thieren erfährt die vordere und hintere Extremität charakteristische Lageveränderungen. Zunächst erscheint der stützende Theil beider Extremitäten, d. h. Hand und Fuss, nach vorne gewendet, sodass der Daumen (grosse Zehe) als der innerste, der fünfte Finger (fünfte Zehe) als der äusserste Finger figurirt.

Der Stamm oder Stiel der Extremität verhält sich dagegen verschieden bei der vorderen und der hinteren Extremität. Bei der vorderen Extremität wird nämlich der Stiel, d. i. der Ober- und Unterarm, derart nach hinten gedreht, dass das Ellbogengelenk nicht mehr nach auswärts, sondern nach hinten gerichtet ist; da nun der stützende Theil, d. h. die Hand, in entgegengesetztem Sinne gedreht ist als der Extremitätenstamm, und zwar im Sinne der Pronationsstellung, so erfolgt eine Ueberkreuzung von Radius und Ulna, welche ursprünglich, z. B. beim Salamander, noch parallel gelagert waren.

Bei der hinteren Extremität dagegen wird der Stamm nach vorne gedreht, und da die Drehung des stützenden Theiles des Fusses in derselben Richtung erfolgt, so bleiben die beiden Skeletstücke des Unterschenkels hier parallel. Die verschiedenartige Stellung der vorderen und hinteren Extremität bezieht sich demnach auf den Extremitätenstamm, während der stützende Theil gleichartig gelagert ist (Hatschek) [2]).

Mag nun jene Umänderung der Fischflosse erfolgt sein, wann und wie sie wolle, Eines steht jedenfalls fest, nämlich das, dass aus dem einarmigen Hebel, wie er in jener gegeben ist, und wie er für die Fortbewegung des Körpers in einem flüssigen Medium vollkommen ausreicht, von dem Zeitpunkt an ein mehrarmiges Hebelsystem werden musste, wo das betreffende Ur-Amphibium ein terrestrisches Leben zu führen begann.

Mit anderen Worten: als es sich nicht mehr darum handelte, den Körper nur einfach vorwärtszuschieben, sondern ihn zugleich

[1]) Dieser Vergleich ist auch deswegen der allein richtige, weil sich dabei die Beugeseite der vorderen und hinteren Extremität bei beiden Typen als die vorwiegend Nerven- und Blutgefäss-führende Seite erweist.

[2]) Die oben erörterte Lageveränderung des Armes hat nach Hatschek mit der Torsion des Humerus nichts zu schaffen, sondern erfolgt durch Drehung im Schultergelenk. Da die Torsion des Humerus schon beim Salamander in schärfster Weise ausgeprägt ist, so ist dieselbe auf einen älteren Vorgang zu beziehen, welcher der hier besprochenen Lageveränderung der Extremität vorherging. Ich komme bei der Besprechung der Säugethiergliedmassen hierauf zurück.

von seiner Unterlage zu erheben, müssen sich die in der Flosse noch starr mit einander verbundenen Skelettheile allmählich voneinander gelöst, winklig zu einander (Knie, Ellbogen) gestellt haben und in proximo-distaler Richtung in gegenseitige Gelenkverbindung getreten sein. Zugleich musste die Extremität aus einer horizontal abstehenden Lage nach und nach in eine solche übergehen, dass der Winkel, welchen sie mit der Medianebene des Rumpfes erzeugte, ein immer kleinerer wurde, bis schliesslich beim Säugethier die Längsachse der in Ruhe befindlichen Extremitäten parallel ging mit der Medianebene des Körpers. Bei höheren Typen übernimmt jene locomotorische Aufgabe vornehmlich die hintere, oder wie man beim Menschen sagen kann, die untere Extremität, während die vordere

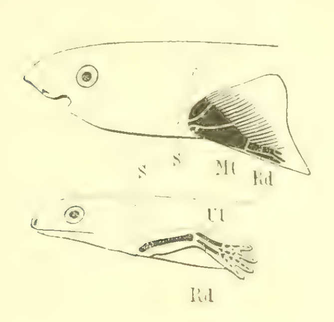


Fig. 148.

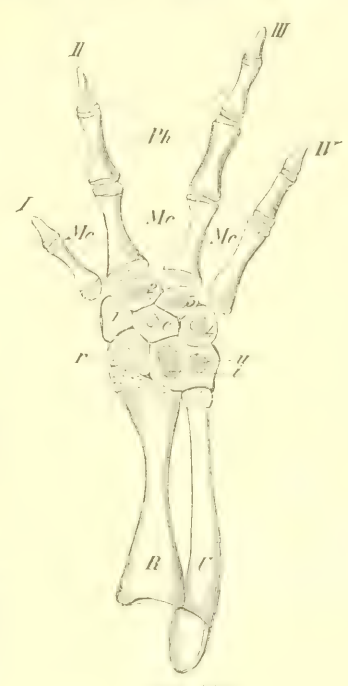


Fig. 149.

Fig. 148. Schematische Darstellung der Lagebeziehungen der freien Extremität zum Rumpf bei Fischen (**A**) und den höheren Wirbelthieren (**B**). *S* Schultergürtel, *Mt* Metapterygium.

Fig. 149. Vorderarm, Carpus und Hand von Salamandra mac. Rechte Seite von oben gesehen. *R* Radius, *U* Ulna, *r* Radiale, *u*, *i* Intermedio-ulnare, *c* Centrale, 1—4 erstes bis viertes Carpale, *Mc*, *Mc* Metacarpus, *Ph* Phalangen, *I—IV* erster bis vierter Finger. Der fünfte Finger ist der Urodelenhand verloren gegangen.

den mannigfaltigsten Anpassungen und Modificationen unterliegen kann; sie wird, je nach Umständen, zu einem Tast-, Greif-, Flieg- oder, wie bei wasserlebenden Säugern, wohl auch wieder zu einem Ruderorgan.

Wie dies für die grösste Zahl der Fische möglich war, so lässt sich auch für alle über ihnen stehenden Vertebraten ein einheitlicher Grundtypus des Gliedmassenskelets, und zwar sowohl an der vorderen wie an der hinteren Extremität, nachweisen.

Stets handelt es sich um eine Gliederung in vier Hauptabschnitte, die man einerseits als Oberarm, Vorderarm (Antebrachium), Handwurzel (Carpus) und Hand (Manus), andererseits als Oberschenkel (Femur), Unterschenkel (Crus), Fusswurzel (Tarsus) und Fuss (Pes) bezeichnet. Während der dem

Metapterygium entsprechende Oberarm oder Oberschenkelknochen stets unpaar ist, treten im Vorderarm wie im Unterschenkel zwei Knochen auf. Die ersteren heissen Radius und Ulna, die letzteren Tibia und Fibula. Auch die Hand und der Fuss zerfallen in zwei Abschnitte, in die Mittelhand und den Mittelfuss (Metacarpus, Metatarsus), sowie in die aus den sogen. Phalangen bestehenden Finger und Zehen (Digiti).

Die beiden oberen (proximalen), sowie der unterste (distale) Abschnitt der Extremitäten bestehen aus mehr oder weniger langen, cylindrischen Knochen, die wegen ihres durch die ganze Reihe hindurch principiell gleichartigen Verhaltens weniger Interesse bieten als das stark variirende Hand- und Fusswurzelskelet. Gleichwohl ist auch für diese beiden ein Grundtypus festzustellen, und zwar folgender: Es handelt sich stets um einen aus kleinen Stückchen bestehenden Knorpel- oder Knochencomplex. Um ein Os centrale, das auch doppelt vorhanden sein kann, liegt ein Kranz von weiteren Stücken, unter welchen man drei proximale und eine wechselnde Anzahl (4—6) distale unterscheiden kann. Erstere werden wegen ihrer Lagebeziehungen zu den Knochen des Vorderarmes resp. Unterschenkels als Radiale (Tibiale), Ulnare (Fibulare) und als Intermedium, letztere als Carpalia resp. Tarsalia I—VI (sensu strictiori) unterschieden. Dabei wird von der radialen, beziehungsweise von der tibialen Seite aus gezählt (Fig. 147 C und 149).

Amphibien.

Während die Hinter- und Vorderextremitäten der **Urodelen**, wovon die erstere in der Regel fünf, die letztere constant vier Zehen besitzt, mehr oder weniger nach dem soeben beschriebenen Grundtypus gebaut sind (Fig. 147 C, 149), kommt es bei **Anuren** zur Verschmelzung von Radius und Ulna, und im Carpus zum Ausfall des Intermedium. Letzteres ist auch im Tarsus nicht mehr nachzuweisen. Hier trifft man in der proximalen Reihe nur zwei, häufig durch einen gemeinsamen Knorpelüberzug vereinigte Knochen von cylindrischer Form. Der eine entspricht einem Tibiale (Astragalus), der andere ist ein Fibulare (Calcaneus).

In der distalen Reihe des Carpus legen sich ursprünglich noch vier discrete Stücke an, doch kann es durch secundären Zusammenfluss zu einer Verminderung dieser Zahl kommen. In seltenen Fällen ist noch ein fünftes Carpale vorhanden. Ueber die Bedeutung der einzelnen Carpalstücke bei Anuren, wie namentlich auch bei den in mancher Hinsicht abweichenden Aglossa, gehen die Meinungen der Autoren noch sehr auseinander. (Vergl. die Schriften von Howes, Emery etc.)

Die meiste Wahrscheinlichkeit scheint mir die von Emery durch das Studium von Pelobates-Larven gewonnene Auffassung zu haben. Darnach würde das „Radiale“ im Gegenbaur'schen Sinne einem Radiale, Intermedium und Centrale entsprechen. Von allen dreien lassen sich noch während der Entwicklung Spuren nachweisen. Das „Ulnare“ (Gegenbaur) entspricht einem Ulnare plus Pisiforme, das „Centrale“ (G.) dem Carpale praepollicis, das „Carpale 2, 3, 4 und 5“ (G.) dem Carpale 1, 2, 3, 4 + 5, das „Carpale 1“ (G.) dem Metacarpale praepollicis, die „Metacarpalia 2—5“ (G.) den Metacarpalia 1—4.

In der distalen Reihe des Tarsus erscheinen das Tarsale II und III als die constantesten Elemente, doch können auch diese zusammenfliessen. Das IV. und V. Tarsale ist in der Regel durch eine Bandmasse ersetzt; bei den Discoglossidae ist das Tarsale IV noch knorpelig. Constant legt sich noch das Tarsale I an; allein es fliesst häufig später mit jenem Element, das frühere Autoren als Naviculare bezeichnet haben, zusammen.

Die Metatarsalknochen sowie die Phalangen, zwischen welchen sich die Schwimmhaut ausspannt, erscheinen bei Anuren sehr lang und schlank ausgezogen. Auch der Oberschenkel-, sowie die zu einem Stück verwachsenen Unterschenkelknochen sind ausserordentlich lang und deuten auf die hüpfende Bewegungsweise hin. Der Verknöcherungsprocess ist im Extremitätenskelet der Anuren in der Regel ein stärkerer als bei Urodelen, wo sich meist noch viel knorpelige Elemente finden. Bezüglich der Zehenzahl ist zu bemerken, dass sich an der hinteren Extremität der Anuren Spuren einer „sechsten Zehe" finden, welche stets tibialwärts liegt („Praehallux"). Auch bei Urodelen findet sich da und dort eine den pentadactylen Grundtypus überschreitende Zahl von Carpalelementen. Ich werde darauf bei den Säugethieren zurückkommen.

Der Carpus und Tarsus fossiler Amphibien, z. B. der Stegocephalen, scheint, so weit er bekannt ist, von demjenigem recenter Formen nicht sehr verschieden gewesen zu sein. Sicheres ist natürlich in jenen Fällen, wo es zu gar keiner Verknöcherung kam, nicht zu ermitteln. Der Tarsus von Archegosaurus bestand aus zehn Stücken, die als ein Fibulare, Intermedium, Tibiale, fünf Tarsalia und drei Centralia gedeutet werden.

Reptilien.

Wie im Schulter- und Beckengürtel, so schliessen sich die **Chelonier** auch in ihrem Carpus-Bau am nächsten an die Urodelen an[1]; allein eine Einigung bezüglich der Deutung der einzelnen Elemente ist bis dato noch nicht erzielt (vergl. die Arbeit von G. Baur). Spuren eines sechsten und siebenten Strahles treten auch hier auf, sind aber hier wie überall als eine Neuerwerbung zu betrachten. Aehnliches gilt auch für die Saurier.

Bei allen Reptilien sind nie weniger als fünf Finger resp. Zehen ausgebildet.

Bei **Crocodiliern**, bei welchen, wie bei Anuren, jede Spur eines Intermediums fehlt, finden sich in der proximalen Carpalreihe zwei sanduhrförmige Knochen, wovon der eine, grössere, als Radiale, der andere, kleinere, als Ulnare zu deuten ist. Seitlich von diesem existiren auch hier die Spuren eines sechsten Fingers. Das

[1] Dies gilt in erster Linie für Chelydra serpentina, deren Carpus sogar ein doppeltes Centrale besitzt. Letzteres kommt übrigens auch noch Hatteria und dem fossilen Proterosaurus zu. Auch bei Emys lutaria Marsili sind nach E. Rosenberg Spuren eines doppelten Centrale nachzuweisen. Die beiden Centralia verschmelzen hier mit dem Radiale zu einem Stück. Das „radiale Radienrudiment" („radiales Sesambein" früherer Autoren) weist nach Rosenberg auf ein früher radienreicheres Handskelet von Emys zurück; allein es ist mit demjenigen Skeletstück, das man bei Säugern als „Praepollex" bezeichnet, nicht in Parallele zu bringen.

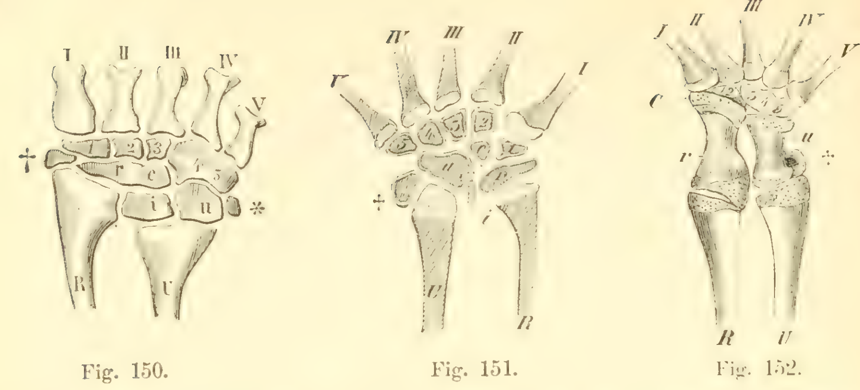


Fig. 150. Carpus von Emys europ., rechte Seite von oben. *R*, *U* Radius und Ulna, *r*, *c* Radiale und Centrale zusammengeflossen, *i* Intermedium, *u* Ulnare, 1—5 die Carpalia, wovon 4 und 5 miteinander verschmolzen sind, † und * ein am ulnaren und radialen Rand gelegenes Skeletstück (Andeutung eines sechsten und siebenten Strahles), *I—V* die fünf Metacarpen.

Fig. 151. Carpus von Lacerta agilis, linke Seite von oben. *U*, *R* Ulna, Radius, *u* Ulnare, *i* Intermedium, *r* Radiale, *c* Centrale, 1—5 die fünf Carpalia, † Sesambein, *I—V* die fünf Metacarpen.

Fig. 152. Carpus von Alligator luc. (junges Thier), rechte Seite von oben. *R*, *U* Radius, Ulna, *r* Radiale, *u* Ulnare, *C* Centrale, 1—5 die fünf noch nicht ossificirten Carpalia, wovon 1 und 2, sowie 3, 4 und 5 je zu einem Stück zusammengeflossen sind, † Sesambein, *I—V* die fünf Metacarpen.

Centrale ist wie bei Anuren und Säugern an den radialen Rand gerückt. Die distale Reihe der Carpalia tritt gegen die proximale stark in den Hintergrund. Fig. 152.



Fig. 153. Pterodactylus, nach Goldfuss. (Das Handskelet ist corrigirt.)

Von Interesse ist das Handskelet der Flugsaurier, bei denen der vierte, beziehungsweise fünfte (ulnare) Finger sich zu einem enorm langen und starken, vielfach gegliederten Stab verlängerte, der im Dienste der zwischen ihm und der ganzen Körperseite ausgespannten Flughaut gestanden haben muss (Pterodactylus, Rhamphorhynchus phyllurus, Fig. 153). Die an

Elementen sehr reiche Flosse der Enaliosaurier (Ichthyosaurus, Plesiosaurus etc) ist also keine Urform, sondern als eine secundär erworbene Bildung, welche in der Cetaceenflosse ihre Parallele findet, zu betrachten.

Merkwürdig ist, dass bei manchen fossilen Sauriern (Anomodontia, Theriodontia) auf der medialen Seite des Humerus ein Foramen supracondyloideum für den Durchgang des Nervus medianus und der Arteria brachialis auftritt.[1]) Jene triassische Reptilgruppe erscheint aber dadurch noch interessanter, dass die Beschaffenheit ihrer Vorderarmknochen nicht nur auf Beugung und Streckung, sondern auch auf Pronatio und Supinatio schliessen lässt. Es scheint sich also, ähnlich wie bei gewissen recenten Mammalia, um eine Greifhand gehandelt zu haben.

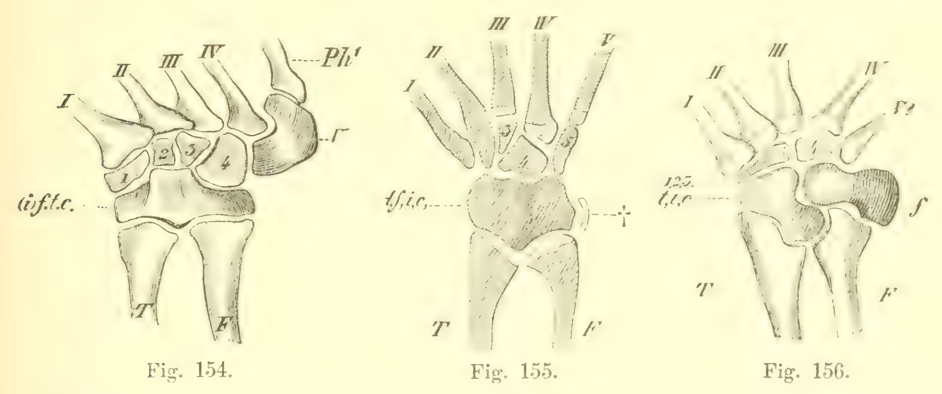


Fig. 154. Fig. 155. Fig. 156.

Fig. 154. Tarsus von Emys europaea, rechte Seite von oben. *T* Tibia, *F* Fibula, *(i)f.t.c.* die zu einem Stück vereinigten Tarsalia (Intermedium(?), Fibulare, Tibiale, Centrale) der ersten Reihe, 1—4 Tarsalia der zweiten Reihe, Ph^1 erste Phalanx des 5. Fingers, *I—V* die fünf Metatarsalia.

Fig. 155. Tarsus von Lacerta muralis, rechte Seite von oben. *T* Tibia, *F* Fibula, *t, f, i, c* der einem Tibiale, Intermedium und Centrale entsprechende Knochen der proximalen Reihe, † Sesambein (Anlage eines sechsten Strahles im Tarsus der Ascalaboten), 3—5 die drei Tarsalia der distalen Reihe, *I—V* die fünf Metatarsen.

Fig. 156. Tarsus vom Crocodil, rechte Seite von oben. *T* Tibia, *F* Fibula, *t, i, c* das zu einem Astragalus vereinigte Tibiale, Intermedium und Centrale, *f* Fibulare (Calcaneus), 1—3 erstes bis drittes Tarsale, zu einem Stück zusammengeflossen, 4 viertes Tarsale, *I—IV* erster bis vierter Metatarsus, *V?* Tarsale und Metatarsale 5.

Der Tarsus erfährt bei allen Reptilien, zumal in seinem proximalen Abschnitt, eine überaus starke Reduction und leitet allmählich zum Vogeltypus hinüber.

So fliessen bei Schildkröten (Fig. 154) und Sauriern alle Stücke der proximalen Reihe zu einer Knochenmasse zusammen, welche bei Cheloniern einem Tibiale, Fibulare und Centrale

[1]) Auch auf der Radialseite des Humerus findet sich in weiter Verbreitung bei recenten und fossilen Reptilien ein für den Nerv. radialis bestimmter Canal. Ein solcher tritt auch bei vielen Säugethieren ulnarwärts am Humerus auf, und ich habe in meinem Werk über das Gliedmassenskelet der Vertebraten die Frage erörtert, ob diese Erscheinung nicht auf die ursprünglich polymere Natur des Basale (Humerus) zurückzuführen sei. Ich verweise hiemit auf jenen Passus.

entspricht[1]). Bei Sauriern lässt sich ein Centrale tarsi nicht einmal mehr ontogenetisch nachweisen. Die Anlage eines sechsten Strahles ist auch hier vorhanden. Ueber den Verbleib des Intermediums ist nichts bekannt.

In der zweiten Reihe legen sich drei bis vier discrete Tarsalia an, die aber z. Th. unter sich (Schildkröten) verwachsen können, sodass sich der Fuss immer mehr im Intertarsalgelenk bewegt (vogelähnliches Verhalten).

Bei der fossilen Palaeohatteria lassen sich in der distalen Reihe 5 kleine discrete Elemente unterscheiden. Darin und in dem Knorpelreichthum des ganzen Extremitätenskeletes spricht sich der primitive Typus dieses Sauriers aus, und er erscheint auch hierin so recht als ein Verbindungsglied zwischen den Reptilien und den Stegocephalen (Credner).

Bei Crocodiliern liegen in der proximalen Tarsalreihe zwei Knochen, wovon der eine einem Tibiale, Intermedium und Centrale, der andere einem Fibulare entspricht. Ersterer wird als Astragalus, letzterer, an welchem sich hier zum erstenmal in der Thierreihe ein Fersenhöcker entwickelt, als Calcaneus bezeichnet. In der distalen Reihe legen sich ursprünglich vier kleine Knorpel an, die aber später theilweise unter sich zusammenfliessen.

Bei Crocodil-Embryonen trägt, wie Kükenthal nachgewiesen hat, das Metacarpale des vierten Fingers nicht vier Phalangen, wie im erwachsenen Zustande, sondern nicht weniger als sieben Phalangen. Diese von Kükenthal eruirte Thatsache, welche sich auch am fünften Finger constatiren lässt, findet, wie später gezeigt werden wird, ihre Parallele an der Hand vieler Wale. Hier wie dort tritt dann später ein Resorptionsprocess auf, indem die überzähligen Phalangen-Anlagen zu einem einheitlichen Knorpelfaden verschmelzen, der im Wachsthum gegenüber den anderen Phalangen zurückbleibt.

Jene Hyperphalangie weist auf Stammformen der Crocodile zurück, welche eine Ruderflosse besessen, d. h. welche ein schwimmendes Dasein geführt haben. Diese Stammformen müssen aber in sehr frühen geologischen Perioden gelebt haben, da bis zum Jura hinab die einschlägigen paläontologischen Funde keine Andeutung eines reicher gegliederten Fingerskeletes zeigen.

Ich will bei dieser Gelegenheit nicht unerwähnt lassen, dass ich selbst schon früher in meinem Buch über das Gliedmassenskelet ausdrücklich auf die flossenartige Form der Extremitäten von Crocodilembryonen hingewiesen habe.

Vögel.

Indem die Vorderextremität der Vögel aus einem Gehwerkzeug zu einem Flugapparat geworden ist, verliert sie in ihrem peripheren Abschnitt ihre ursprünglichen Charaktere und erleidet Rückbildungen. Humerus[2]) und Antebrachium dagegen, wie auch der ganze

[1]) Ein Centrale tarsi ist bei Cheloniern nur bei Chelydra, Erymnochelys umenilia) und Pelomedusa lange Zeit noch nachweisbar.
(D [2]) Der Humerus besitzt unter allen Knochen des Vogelskeletes die höchst ausgebildete Pneumaticität; sein Torsionswinkel scheint zwischen 10 und 90^0 zu schwanken (Fürbringer).

Schultergürtel zusammt dem Brustbein erfahren durch ihre Beziehungen zum Fluggeschäft eine ausserordentliche Entwicklung, strecken sich in die Länge und treten der Hinterextremität gegenüber, welche zu einem Träger der gesammten Körperlast geworden ist, in den Vordergrund (Fig. 157). Eine Ausnahme von dieser Regel machen nur die Laufvögel, bei denen die Vorderextremität ein regressives Verhalten zeigt.

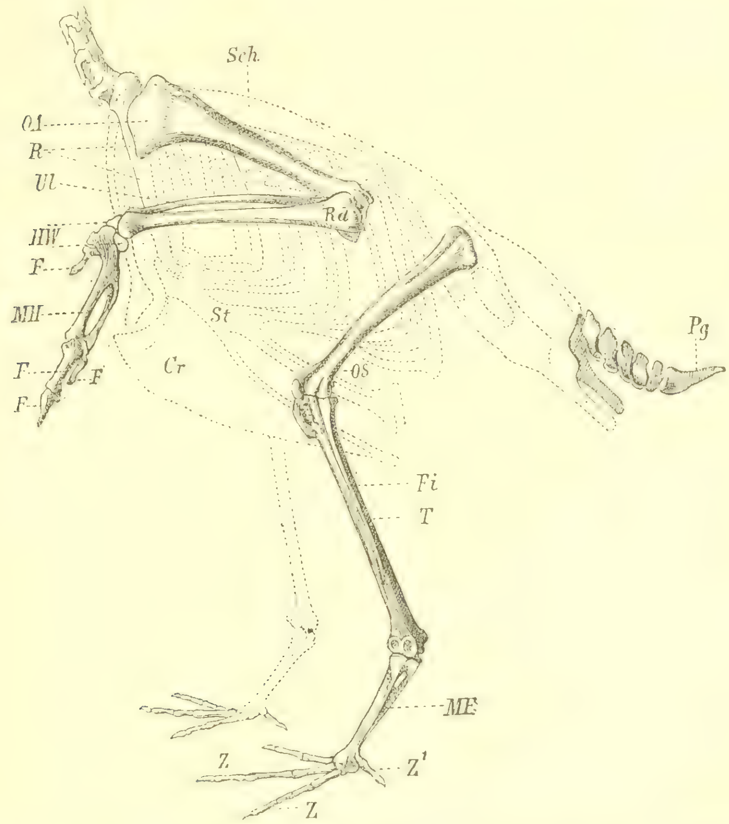


Fig. 157. Gliedmassen und Schwanzskelet eines Vogels (Carinate). Das Rumpfskelet ist durch Punkte angedeutet. *Sch* Schulterblatt, *R* Rabenschnabelbein (Coracoid), *St* Sternum mit Crista (*Cr*), *OA* Oberarmknochen, *Rd* Radius, *Ul* Ulna, *HW* Handwurzel, *MH* Mittelhand, *F*, *F* Finger, *Os* Oberschenkel, *T* Tibia, *Fi* Fibula, *MF* Mittelfuss, *Z*, Z^1 Zehen, *Py* Pygostyl.

Im Carpus können nach W. K. Parker in embryonaler Zeit noch sechs bis sieben getrennte Stücke auftreten, worunter auch noch ein Centrale und Intermedium (siehe die Anmerkung). Die drei distalen Carpalia, d. h. Carpale I—III, fliessen später mit den Basen der Metacarpen zusammen, und im Carpus des erwachsenen Vogels bleiben schliesslich nur noch zwei freie Stücke, ein Radiale und Ulnare[1]), erhalten.

[1]) Nach W. K. Parker würde in dem Radiale zugleich ein Intermedium und in dem Ulnare zugleich ein Centrale enthalten sein; nur in seltenen Fällen scheinen

Der Metacarpus besteht aus drei Spangen, welche basalwärts und z. Th. auch an der Peripherie (II und III) miteinander verwachsen sind. Daran schliessen sich die rudimentären Finger, welche nur aus einer geringen Zahl von Phalangen bestehen (Fig. 157).

Fingerkrallen, welche noch an allen drei Endphalangen der Archaeopteryx sassen, finden sich bei recenten Vögeln nur noch ausnahmsweise, und zwar meist am Daumen, seltener am Zeigefinger oder auch noch am dritten Finger. Struthionen, Chionis, Megapodius und nach W. K. Parker auch bei den Embryonen aller hühnerartigen Vögel.

N. K. Parker deutet eine an der Radialseite der Basis des I. Metacarpus liegende Knorpelapophyse als „Praepollex", eine Auffassung, welcher ich nicht beipflichten kann. Vielmehr neige ich zu der Ansicht, dass jenem an der Basis des III. Metacarpus (ulnarwärts) liegenden Skeletstückchen die Bedeutung eines IV. Metacarpusrestes zukommt.

Die schon bei Reptilien mehr und mehr zur Geltung kommende Reduction der **Fusswurzelknochen** erreicht bei den Vögeln ihr Maximum. Beim Embryo besteht der Tarsus noch aus drei Stücken, zwei kleineren, proximalen (Tibiale und Fibulare), und in der Regel noch aus einem breiten, distalen Stück, welches dem Tarsale I—V entspricht[1]).

Das Tibiale und Fibulare verwachsen später mit dem distalen Ende der Tibia, das distale Stück dagegen mit den Basen der Metatarsen, sodass also der Fuss des erwachsenen Vogels gar keine getrennten Tarsalia mehr besitzt. Gleichwohl aber darf man sagen, dass er sich, wie bei Cheloniern und Sauriern, im Intertarsalgelenk bewegt.

Der Anlage nach sind fünf wohlgesonderte Metatarsen vorhanden; später aber, nachdem sie zum grössten Theil miteinander zum „Laufknochen" verwachsen, weisen nur noch einige Spalten und Einsenkungen am proximalen und distalen Ende auf die frühere Trennung zurück. Besonders deutlich ist die frühere Trennung noch zu erkennen bei Pinguinen (Eudyptes chrysocome).

Hier sind die Verhältnisse durch Th. Studer in klarster Weise erforscht. Am Handskelet finden sich am 14. Tage der Bebrütung drei

sich diese letztgenannten Carpalelemente, d. h. ein Intermedium und Centrale, noch selbständig anzulegen.

Bei den Ratiten, wie z. B. bei Apteryx, Dromaeus und Casuarius erleidet der Carpus eine sehr bedeutende, ja z. Th. sogar vollständige Rückbildung.

Bei Struthio und Rhea ist letztere noch nicht soweit fortgeschritten.

[1]) Im Carpus von Cypselus melba sollen sich nach L. Zehnter noch anlegen: ein Ulnare plus Intermedium und ein Radiale plus Centrale. Das radialwärts liegende Stück der distalen Carpalreihe fasst Z. als ein Carpale 1+2, das ulnarwärts liegende als Carpale 3+4 auf. Ein rudimentärer, vierter Metacarpus ist nachzuweisen. Die Metacarpalia sind fast während der ganzen Embryonalzeit voneinander getrennt. Fünf Wochen nach dem Ausschlüpfen ist die Verschmelzung vollkommen.

Im Tarsus „glaubt" Z. ein rudimentäres Tarsale V gefunden zu haben.

Dazu kommt ein Metatarsale V. Von den übrigen 4 Metatarsen wird das erste erst spät angelegt und hat zu keiner Zeit Beziehungen zum Tarsus. Das Metatarsale V verschwindet sehr bald wieder, während das Tarsale V noch länger erkannt werden kann.

Metacarpen (I—III). II und III tragen je zwei Phalangen. Im Carpus liegen drei Elemente, bezüglich deren Bedeutung ich auf die Fig. 158 A verweise.

Am Fussskelet besitzt die 1. Zehe zwei, die 2. drei, die 3. vier und die 4. fünf Phalangen. In der distalen Tarsalreihe legen sich noch vier discrete Stücke (Tarsale 1—4) an, und dies weist auf sehr ursprüngliche Verhältnisse (Compsognathus) zurück. In der proximalen Reihe liegt ein Tibiale und ein Fibulare.

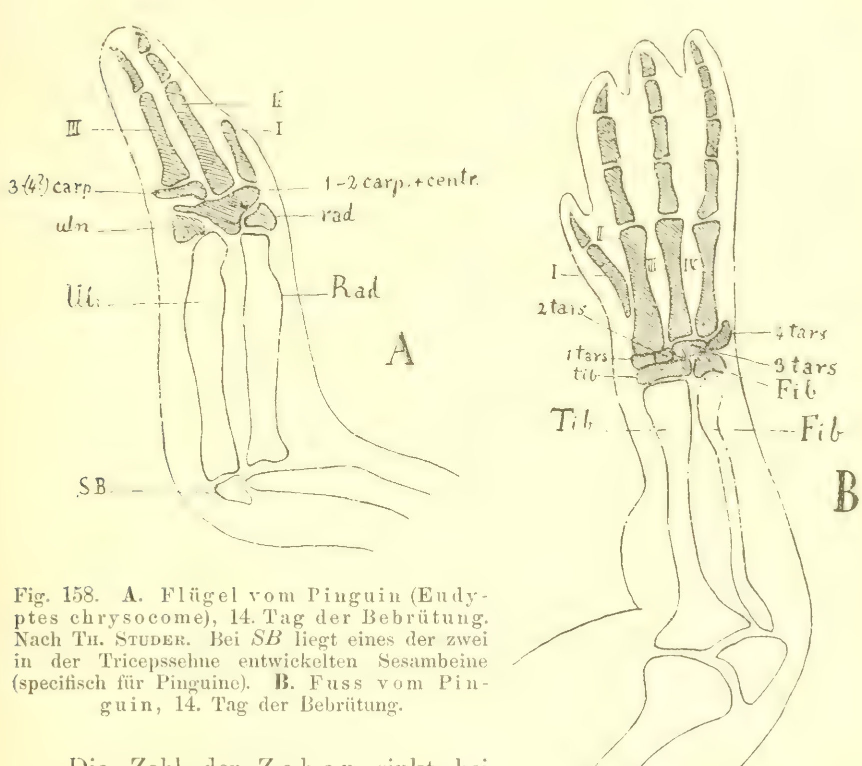


Fig. 158. **A.** Flügel vom Pinguin (Eudyptes chrysocome), 14. Tag der Bebrütung. Nach Th. Studer. Bei *SB* liegt eines der zwei in der Tricepssehne entwickelten Sesambeine (specifisch für Pinguine). **B.** Fuss vom Pinguin, 14. Tag der Bebrütung.

Die Zahl der Zehen sinkt bei Vögeln auf vier, drei oder gar, wie bei Straussen, auf zwei herab.

Die Fibula, welche stets nur einen rudimentären Knochensplitter darstellt, ist mit der starken Tibia mehr oder weniger verwachsen und erreicht bei erwachsenen Vögeln nie den Tarsus.

Säuger.

Bei Säugern bleibt die vordere Extremität entweder im Zustand eines einfachen Gehwerkzeuges, oder sie wird unter viel schärferer Individualisirung der Knochen des Vorderarmes zu einem Greiforgan. Bei dieser Umwandlung lösen sich die anfangs straff miteinander verbundenen Vorderarmknochen allmählich voneinander los und treten derart in gegenseitige Gelenkverbindung, dass der Radius eine ausgiebige Beweglichkeit erreicht, während die Ulna fest bleibt.

Die ideale Bewegungsachse geht in proximo-distaler Richtung durch das obere Ende des Radius und verlässt ihn dann, um, in die Ulna übertretend, diesen Knochen zu durchziehen. Wenn man nun daraus folgern kann, dass der Radius an seinem oberen Ende um seine eigene Achse, mit seinem unteren dagegen um eine fremde, d. h. ausser ihm liegende Achse sich dreht, so wird sich daraus weiter ergeben, dass er bei dieser Bewegung oben in loco bleibt, während er unten einen Bogen um die Ulna beschreibt, dabei die an ihn befestigte Hand mit sich nimmt und zugleich um ihre Längsachse dreht. Diese durch eine besondere Muskelgruppe vollführte Bewegung, bei der die anfangs nach oben schauende Handfläche (Palma manus) nach abwärts gewendet wird, heisst **Pronatio**, die gegentheilige **Supinatio**.

Beide Bewegungsmöglichkeiten zeigen sich schon bei Marsupialiern angebahnt; zur höchsten Ausbildung aber gelangen sie erst bei den Primaten. Bei ihrem Zustandekommen spielte die während der Phylogenese immer reicher sich differenzirende Muskulatur eine grosse Rolle; allein darin liegt noch keine zureichende Erklärung für die verschiedene Lagerung, wie sie die homologen Knochen am supinirten Unterarm und Unterschenkel thatsächlich besitzen. Am letzteren Ort liegt die Tibia median-, an dem in Supinationsstellung befindlichen Unterarm der Radius lateralwärts. Während wir im ersteren Fall primitive Verhältnisse beibehalten sehen, handelt es sich bei der Supinationsstellung um eine secundäre Verschiebung. Der Grund davon kann nicht in der Drehung des distalen Humerus-Endes gesucht werden, denn jene ist bereits bei Amphibien in stärkster Weise ausgeprägt. Die Ueberkreuzung von Radius und Ulna beruht vielmehr, wie ich früher schon auseinandergesetzt habe, darauf, dass das die Vorderextremität stützende Element, d. h. die Hand, in einem dem Extremitäten-Stamm entgegengesetzten Sinne gedreht wird. Dadurch wird die ursprünglich parallele Lagerung der beiden Vorderarmknochen aufgehoben, während sie bei der hinteren (unteren) Extremität persistirt, da hier die Drehung des Fusses in einer mit dem Extremitätenstamm gleichen Richtung erfolgt.

Zu dieser wichtigen Frage hat neuerdings auch Holl in einer sehr beachtenswerthen Arbeit Stellung genommen. Nach ihm beruht jene Lageverschiedenheit der in gewisser Embryonalzeit noch ganz gleichartig sich verhaltenden oberen und unteren Extremität des Menschen wesentlich in einer Lageänderung des Schultergürtels sowie in einer gleichzeitig sich damit vollziehenden Auswärtsrotation, Retroflexion und Parallelstellung der Extremität zum Rumpfe. Im Gegensatz dazu sollen sich die betreffenden Vorgänge an der unteren Extremität wesentlich in Form einer Einwärtsrotation und Streckung im Hüftgelenk abspielen. Jene Lageveränderung des Schultergürtels steht — nach der Ansicht Holl's — wohl auch mit der Entwicklung des Brustkorbes im Zusammenhang. So lange derselbe die für Säugethiere charakteristische, seitlich comprimirte Form besitzt und noch ohne eigentliche Rückenfläche ist, liegt die Scapula auf der Seitenfläche des Thorax auf. Erst später kommt sie auf die nachträglich sich bildende Rückenfläche zu liegen, und darin ist, wenn nicht die ganze Ursache, so doch ein Theil der Stellungsveränderung des Schultergürtels und mit ihm die der Extremität zu suchen. Will man eine fehlerfreie Homologisirung beider Extremitäten durchführen, so ist dies nur dadurch möglich, dass man sie in rückläufiger Bewegung in ihre

embryonale Stellung zurückzuführen versucht, dass man sie also aus der Pronationsstellung in die Supination zurückbringt. Dadurch wird die Streckseite lateral gerichtet, der Radius kommt nach innen, die Ulna nach aussen zu liegen.

Der Carpus und Tarsus der Mammalia stimmen am meisten mit demjenigen der Urodelen und Schildkröten überein, und hier wie dort kann es zum Zusammenfluss einzelner Stücke untereinander kommen. Dies gilt z. B. als Regel für das mit dem Tibiale zum Astragalus sich vereinigende Intermedium, sowie für das vierte und fünfte Carpale und Tarsale, welche im Carpus zum sogen. Hackenbein (Os uncinatum), im Tarsus zum Würfelbein (Os cuboides) verschmelzen. Seiner Anlage nach ist das Centrale im Carpus aller fünffingerigen Mammalia nachzuweisen, häufig aber verschmilzt es schon in fötaler Zeit mit dem benachbarten Radiale. Dies ist z. B. der Fall bei dem Gorilla, dem Chimpanse und dem Menschen[1]), doch kann es bei letzterem (in 0,4 % der Fälle) zeitlebens persistiren. Im Tarsus zeigt das Centrale ein conservativeres Verhalten und liegt häufig am medialen (tibialen) Fussrand.

In der Bildung des Hand- und Fussskeletes weisen die carnivoren Marsupialia und Rodentia wenig gemeinschaftliche Züge auf. Die ersteren besitzen meist ein Intermedium, das den Nagern, ausgenommen Lepus, immer fehlt; die zweite Carpalreihe der Nager aber enthält stets ein Centrale, das bei keinem Beutler gefunden wird. Ueber den Verbleib des Centrale bei den Beutlern ist bis dato nichts Sicheres bekannt, wogegen das Intermedium bei allen Nagern in embryonaler Zeit sich noch anzulegen scheint, um dann (abgesehen von Lepus) mit dem Radiale zu verwachsen. Aehnliche Gesichtspunkte gelten bezüglich dieses Knochens wohl auch für die herbivoren Beutler (Fleischmann).

Von hohem Interesse ist der Rückbildungsprocess, welchem das Fuss- und Handskelet der Hufthiere im Laufe der geologischen Epochen unterworfen war. Diese Thiergruppe, welche unzweifelhaft von Fleischfressern abstammt, und welche sich zunächst aus der zwischen Carnivoren und Hufthieren in der Mitte liegenden Abtheilung der (fossilen) Condylarthra aus dem amerikanischen Eocän herausentwickelt hat, zerfällt in zwei grosse Abtheilungen, die Artiodactyli und Perissodactyli. Ersteres sind die Zweihufer, bei welchen der dritte und vierte Finger[2]) prävaliren und den Boden erreichen

[1]) Ueber die Schwankungen im Skeletbau der menschlichen Extremitäten (Vermehrung, Verminderung, Zusammenfluss, Ausschaltung von einzelnen Knochen, namentlich im Carpus und Tarsus etc.) vgl. Pfitzner.

[2]) Metatarsale 3 und 4, welche bei den Wiederkäuern miteinander verwachsen, werden bei diesen als „Canon" bezeichnet. An der Zusammensetzung des proximalen Endes des Canons betheiligen sich auch die obersten Enden des in embryonaler Zeit wohl ausgeprägten Metatarsale 2 und 5. Metatarsale 2 und 5 fehlen, abgesehen von den Traguliden, als selbständige Knochen bei allen jetztlebenden erwachsenen Wiederkäuern.

Am Vorderfuss fehlt beim Rind normal das zweite Metacarpale vollständig, während das fünfte noch durch ein oberes Stückchen, das Griffelbein, vertreten ist. Aehnlich aber, wie dies für das gelegentliche Wiedererscheinen der Nebenzehen des Pferdes gilt, tritt auch zuweilen beim Rind das Metacarpale 2 als atavistische Bildung auf, und zwar ist hier offenbar die relative Rückbildung der Hauptzehen die bestimmende Ursache (Boas).

(Fig. 159 A—F), während bei den letzteren, den Einhufern, nur einer, nämlich der dritte Finger, jene Beziehungen eingeht (Fig. 160 1—6).

Es lässt sich nun durch eine grosse Reihe (30) tertiärer Zwischenformen beweisen, dass alle Hufthiere von einer und derselben pentadactylen Urform abstammen; die gemeinsame Stammform für Ein- und Zweihufer dürfte im unteren Eocän zu suchen sein, und von dieser haben sich wahrscheinlich auch die Rüsselthiere abgezweigt.

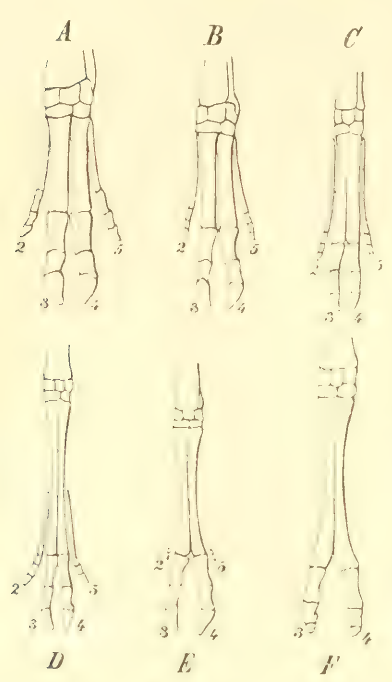


Fig. 159. A Vorderfuss vom Schwein, B von Hyomoschus, C von Tragulus, D vom Rehbock, E vom Schaf, F vom Kameel. 2—5 zweiter bis fünfter Finger. Nach GARROD (aus BELL's Grundriss der vergl. Anatomie).

Auf die verschiedenen, im Wesentlichen auf Anpassung beruhenden Modificationen der vorderen Extremität kann hier nicht näher eingegangen werden, und ich erinnere nur an die ausserordentliche Verlängerung der Phalangen der Fledermäuse, an die Oppositionsfähigkeit des Daumens, an die grabenden Gliedmassen des Maulwurfs und der Monotremen, an die in ein Ruder umgewandelten Extremitäten der von landlebenden Placentalthieren abstammenden Cetaceen. Was die letzteren betrifft, so erheischen sie das allergrösste Interesse und ich werde deshalb noch einige auf den KÜKENTHAL'schen Untersuchungen basirende Punkte, die mir der Erwähnung werth erscheinen, hervorheben [1]).

Der Carpus der Cetaceen ist von einem Zustande abzuleiten, der die drei proximalen Carpalien in typischer Lagerung besass und ferner fünf distale Carpalien aufwies, von denen jedes ein Metacarpale trug. Zwischen

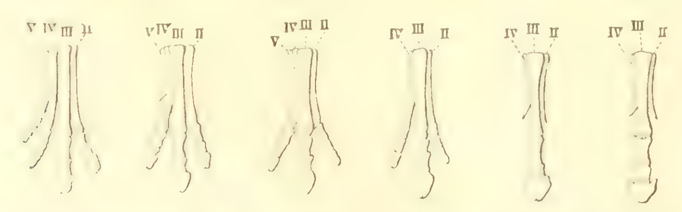


Fig. 160. Vorderfuss der Stammformen des Pferdes. 1. Orohippus (Eocän), 2. Mesohippus (oberes Pliocän), 3. Miohippus (Miocän), 4. Protohippus (oberes Pliocän), 5. Pliohippus (oberstes Pliocän), 6. Equus. II—V Finger.

[1]) Bei gewissen Walen (Beluga leucas z. B.) tritt im Laufe der Entwicklung eine Reduction der Carpalelemente wie der Phalangenzahl ein; der kleinste Embryo hat die grösste Phalangenzahl, das erwachsene Thier die kleinste. Andererseits stellt sich bei Beluga eine weitere Ausbildung der Vorderextremität durch Vermehrung der Fingerstrahlen (Entwicklung eines sechsten Fingers an der Ulnarseite) ein. Dabei spielt Längs- und Quertheilung der Phalangen eine Rolle.

beiden Reihen lagen eventuell zwei bis drei Centralia (Hyperoodon, embryonaler Carpus von Beluga). — Die erste Reduction in der Zahl der Carpalelemente erfolgt dadurch, dass Carpale distale 5 seine Selbstständigkeit aufgiebt. Indem es sich entweder mit einem Carpale distale 4 zu einem Hamatum, oder mit dem Ulnare verbindet, entstehen zwei Typen des Cetaceencarpus, die man als den Ziphius- und Belugatypus bezeichnen kann. Sämmtliche bekannte Cetaceenflossen scheinen sich in diesen beiden Klassen unterbringen zu lassen.

Von den Bartenwalen haben die Balaeniden fünf Finger, und zwar ist der Daumen rudimentär. Die übrigen Bartenwale besitzen nur vier Finger. Der verloren gegangene Finger ist hier, falls die Befunde an Balaenoptera-Embryonen eine Verallgemeinerung erlauben, der dritte oder Mittelfinger. Bei den genannten Embryonen tritt derselbe noch in Gestalt von vier, frei im umgebenden Bindegewebe liegenden knorpeligen Phalangen auf, während der proximale Theil des betreffenden Fingers verschwunden ist, sodass also keine Verbindung mit dem Carpus existirt. — Dieser Befund ist sehr überraschend, weil sonst Reductionen der Finger von den Rändern her zu erfolgen pflegen (Kükenthal).

Alle die zahlreichen Variationen des Handskeletes erklären sich von selbst, wenn man erwägt, dass ein so exponirter Apparat wie die vordere Extremität im Kampf ums Dasein den ersten Vorstoss zu machen hat, und dass die ihn umgebenden äusseren Einflüsse in allerstärkster Weise modificirend wirken müssen. Es fehlt übrigens auch nicht an Schwankungen bezw. individuellen Variationen im Bereich der hinteren Extremität. Häufig deuten sie auf regressive Verhältnisse hin, wie dies z. B. für den menschlichen Fuss gilt. Hier ist die kleine Zehe nicht selten — nach den Erfahrungen von W. Pfitzner in 47 Fällen 13mal — zweigliederig, indem Mittel- und Endphalange derselben synostotisch miteinander verschmolzen sind.

Diese Verschmelzung, welche in der Regel beide Seiten betrifft, ist nicht etwa auf Schuhdruck oder andere mechanische Einwirkungen, sondern darauf zurückzuführen, dass die kleine Zehe resp. auch der zugehörige Metatarsus des Menschen im Begriffe ist, rückgebildet zu werden[1]). Was diesen Fall so besonders interessant macht, ist, dass dieser Process, der ja im weiteren Verlauf dahin führen wird, dass die kleine Zehe dauernd zweigliederig wird, gleich dem Daumen und der grossen Zehe, sich sozusagen unter unseren Augen abspielt. Alle Zwischenstufen von der unvollständigen bis zur vollständigen Verschmelzung werden beobachtet, und für das Rudimentärwerden sprechen überdies nicht nur die am Skelet der kleinen Zehe sich abspielenden

[1]) Auch die benachbarten Zehen zeigen eine beginnende und bereits deutlich eingeleitete rückschreitende Entwicklung. Namentlich sind es hier die Mittelphalangen, aber auch die End- und Grundphalangen. Die zweite Zehe ist im Allgemeinen durchaus frei von Anzeichen dieser Art; ihre Mittelphalange verräth allerdings die Tendenz, sich zu verkürzen, aber gleichzeitig die, statt schwächer kräftiger zu werden. So könnte man dem menschlichen Fuss das Prognosticum stellen, dereinst nur noch zwei zweigliedrige Zehen, eine Haupt- und eine Nebenzehe zu besitzen! Dies schliesst aber nicht aus, dass sich jederzeit neue Entwicklungsrichtungen geltend machen können, die entgegengesetzt der jetzigen wirken; man denke an die bei den meisten Säugethieren zweigliederig und bereits rudimentär gewordenen oder verloren gegangenen ersten Finger und Zehen! Wie haben sich dieselben secundär als Daumen (Anthropoiden und Mensch) oder Hauptzehe (Mensch) wieder mächtig entwickelt! — Auch hier müssen sich — zur Zweigliederigkeit führend — einst dieselben Processe abgespielt haben, wie wir sie heute noch bei der kleinen Zehe beobachten (Pfitzner).

entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge, sondern auch das Verhalten der Muskulatur (Flexor digitorum communis longus und brevis). Letzterer z. B. schickt häufig nur eine schwache oder gar keine Portion zur kleinen Zehe; dabei ist übrigens zu bemerken, dass sich das Verhalten des Muskels und des Skeletes im einzelnen Fall nicht absolut decken, wohl aber im Grossen und Ganzen. Der unbestreitbare innere Zusammenhang beider Erscheinungen ist nicht als Ursache und Wirkung aufzufassen, sondern auf einen gemeinschaftlichen Ursprung zurückzuführen.

Am radialen[1]) und am ulnaren Rand der Hand und des Fusses finden sich in ähnlicher Weise, wie ich dies von Amphibien und Reptilien bereits kurz erwähnt habe, auch bei Säugethieren da und dort knorpelige oder knöcherne Skelet-Elemente, die ich früher mit Bardeleben als letzte Reste einer ursprünglich heptadactylen Grundform auffasste.

Von dieser Anschauung bin ich gänzlich zurückgekommen. Es handelt sich dabei sowohl bei Amphibien und Reptilien, als auch bei

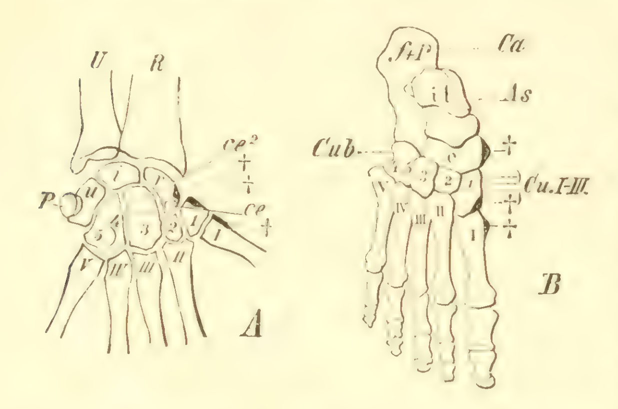


Fig. 161. **A** Carpus des Menschen, **B** Fussskelet des Menschen. Sogenannter Praepollex und Praehallux (schematisirt). *U* Ulna, *R* Radius, *r* Radiale-(Naviculare), *i* Intermedium-(Lunatum), *u* Ulnare (Triquetrum), *P* Pisiforme, *ce* Centrale mit dem Radiale verwachsen, *ce*² zweites Centrale (Kopf des Capitatum) (Carpale 3). 1—5 Die fünf Carpalia-(Tarsalia), wovon 4 und 5 zum Hamatum resp. Cuboides, *Cub* verwachsen sind, † † † Spuren des sogen. Praepollex resp. Praehallux. Tarsale 1—3 wird als erstes bis drittes Keilbein (*Cu I—III*) bezeichnet, *c* Centrale-(Naviculare) tarsi, *it* Intermedio-tibiale = Astragalus (*As*) oder Talus, *f* + *P* das zum Calcaneus (*Ca*) vereinigte Os pisiforme tarsi und das Fibulare. *I—V* Die fünf Metacarpen resp. Metatarsen.

Säugethieren um Convergenz-Erscheinungen, d. h. nicht um „Rückschläge", sondern um eine progressive Entwicklung hinsichtlich der „überzähligen" Strahlen. Keine einzige paläontologische Thatsache spricht dafür, dass terrestrische Thiere je einmal mehr als fünf Strahlen besessen hätten. (Vergl. das Capitel über die Ableitung der terrestrischen Gliedmasse von der Ganoidenflosse.)

Die vor dem Kniegelenk liegende **Patella** oder Kniescheibe kommt schon bei gewissen Sauriern, z. B. bei Varanus, und auch bei Vögeln, jedoch hier schon in weitester Verbreitung, vor. Mächtig entwickelt ist sie z. B. bei den Pinguinen (Fig. 158 **B**).

---

[1]) Radiale Sesambeine („Praehallux", „Praepollex") finden sich z. B. bei Beutlern und Nagern, sowie bei vielen anderen Säugern. Der ulnarwärts liegende, von der Ulna abstammende Sesamknochen wird als „Os pisiforme" bezeichnet. Nicht selten handelt es sich bei derartigen Elementen nur um verknöcherte Sehnen oder Ligamente.

Unter den Säugern fehlt sie nur den *Cetaceen*, *Sirenen*, den *Chiropteren* und einigen *Marsupialiern*. Ueberall, wo sie auftritt, steht sie ausser allem genetischen Zusammenhang mit den Ober- und Unterschenkelknochen, ist also nicht, wie man früher annahm, mit dem *Olecranon* der *Ulna* zu homologisiren. Sie ist vielmehr ein *ächter Sesamknochen*, welcher durch die Reibung zwischen der Sehne des M. quadriceps femoris und den Condyli femoris *in der Substanz der ebengenannten Sehne* entstanden zu denken ist.

C. Myologie.

Die **Muskeln**, oder, wie der vulgäre Ausdruck lautet, das *Fleisch*, zerfallen auf Grund ihrer histologischen Beschaffenheit in zwei Gruppen, nämlich in solche mit *glatten*, und in solche mit *quergestreiften Zellen*, beziehungsweise *Fasern*. Erstere sind phylogenetisch älter und als Vorstufe der letzteren zu betrachten[1]).

Während die glatten oder organischen Muskelfasern bei Wirbelthieren vorwiegend an die *Eingeweide*, die *Haut*, den *Urogenitalapparat* und die *Gefässe* gebunden und dem Willen nicht unterworfen sind, findet die, fast ausnahmslos[2]) vom Willen beherrschte, quergestreifte oder animale Muskulatur ihre vornehmliche Verwendung beim Aufbau der *Körperwände* und des *Bewegungsapparates*.

Im vorliegenden Capitel haben wir es ausschliesslich mit quergestreifter Muskulatur zu thun, und auf Grund der Entwicklungsgeschichte kann man die betreffenden Muskeln folgendermassen eintheilen:

I. *In parietale, aus Somiten stammende Muskeln*[3]).
- a) *Rumpfmuskeln* nebst dem M. *coraco-hyoideus* (sterno-hyoideus) der Fische und seinen Derivaten bei den höheren Vertebraten.
- b) *Zwerchfell*.
- c) *Gliedmassenmuskeln*.
- d) *Muskeln des Augapfels*.

---

[1]) Nach neueren Untersuchungen lassen sich die quergestreiften Muskeln aller darauf bis jetzt untersuchten Wirbelthiere in zwei histologisch und physiologisch verschiedene Kategorieen bringen. In die eine gehören *weissliche*, resp. *schwachröthliche*, *kernarme*, in die andere *dunkelrothe*, an *Hämoglobin* und *Kernen* reiche Muskeln. Die weissen contrahiren sich schnell, die rothen langsam; zugleich ermüden die weissen ungleich schneller als die rothen. In jedem daraufhin genauer untersuchten Muskel finden sich beiderlei Arten gemischt, wie dies z. B. in exquisiter Weise für den Triceps humeri des Kaninchens gilt; allein die Mischung ist keine regellose, sondern eine ganz gesetzmässige. Gewisse Muskeln enthalten mehr von der einen, andere wieder mehr von der anderen Art, und dadurch wird ihre Leistungsfähigkeit, sowohl nach Kraft als nach Ausdauer, in bestimmter Weise beeinflusst. Die rothen Muskeln scheinen dauernd in einem gewissen Tonus zu sein, die weissen nicht.

[2]) Ausnahmen machen der Darm der *Schleie*, ein mehr oder weniger grosses Stück des Vorderdarms und das Herz.

[3]) Bezüglich der feineren histogenetischen Vorgänge, wie sie sich bei der ersten Entwicklung des Muskelgewebes in den Ursegmenten des Körpers abspielen, vgl. man die Arbeiten von Hatschek, Rabl, van Wijhe und H. E. Ziegler (vgl. auch die Figuren 13 und 351 dieses Grundrisses).

II. In viscerale, aus den Seitenplatten stammende Muskeln. — Kopfmuskeln mit Ausnahme der oben unter a) und d) erwähnten.

Während die Muskeln des Stammes in der Regel platt sind, besitzen diejenigen der Extremitäten meistens eine langgestreckte, cylindrische oder prismatische Form. Daneben existiren aber noch Muskeln von den mannigfachsten Gestaltungen, wie z. B. mehrköpfige, zweibäuchige, einfach- oder doppeltgefiederte, säge- und terrassenförmige Muskeln.

Sämmtliche Muskeln werden durch fibröse Scheiden, sogenannte Fascien getrennt. Jene Fascien sind mehr oder weniger Producte der Muskeln selbst und vermögen als sogenannte Aponeurosen Theile des Skeletes zu vertreten.

An allen den Stellen, wo es sich um eine bedeutende Reibung handelt, kann in den Sehnen eine Verknöcherung (Sesambein) auftreten.

Die Neubildung, Entstehung mehrerer selbständig zu nennender Muskeln aus einem gegebenen Substrat, kann auf folgende verschiedene Weise vor sich gehen: erstens, durch Theilung des ursprünglichen Muskels in einen proximalen und distalen Abschnitt (Auftreten einer Zwischensehne), zweitens, durch Spaltung einer Muskelmasse in Schichten, drittens, durch Spaltung der Muskeln der Länge nach, viertens, durch Verwachsung zweier früher einmal getrennter und gemäss der Innervation nicht zusammengehöriger Muskeln. Durch letzteren Vorgang wird die Gesammtzahl der Muskeln natürlich vermindert.

Durch Aenderung seines Ursprunges und seiner Insertion kann ein Muskel nach Gestalt und Lage sehr bedeutende Veränderungen und Umwandlungen erfahren. Ist die Wirkung eines Muskels unnöthig geworden, so trägt er entweder mit seinem Rest zur Verstärkung eines benachbarten Muskels bei oder verschwindet spurlos.

In embryonaler Zeit sind die einzelnen Muskelgruppen, wie z. B. der hohe und tiefe Fingerbeuger des Armes oder die einzelnen Kaumuskeln, noch nicht voneinander geschieden, sondern stellen noch ein einheitliches (mesodermales) Blastem vor, dessen Zerklüftung durch einwachsende, bindegewebige Scheidewände erst in späterer Entwicklungsperiode erfolgt. Erst dann differenziren sich die einzelnen Muskel-Individuen, und diese individualisiren sich noch stärker beim allmählichen Gebrauch, also in der postembryonalen Zeit. Dabei verschwinden gewisse Muskelanlagen schon wieder in embryonaler Zeit, und ebenso finden Lageverschiebungen statt.

Hautmuskeln (Mimische Muskeln).

Während die meisten Muskeln in engen Beziehungen zum Skelete stehen, welches sie theils als Ursprungs- theils als Ansatzpunkt benützen und so ummodelnd auf dasselbe wirken, giebt es auch Muskeln, welche im Integument (Corium) bezw. dem Unterhautbindegewebe entspringen und daselbst wieder endigen. Solche Muskeln nennt man **Hautmuskeln (Panniculus carnosus)**. Eine auf breiter Basis

vorzunehmende entwicklungsgeschichtliche und vergleichend-anatomische Bearbeitung dieser Muskelgruppen erscheint als dringendes Desiderat.

Bei den Anamnia nur spärlich entwickelt, spielen die Hautmuskeln bei Sauropsiden durch ihre Beziehungen zu den Schienen, Schuppen und Federn eine grössere Rolle. Am mächtigsten aber entfalten sie sich bei zahlreichen Säugethieren, wo sie sich sackartig über den Rücken, Kopf, Hals und über die Flanken ausdehnen können

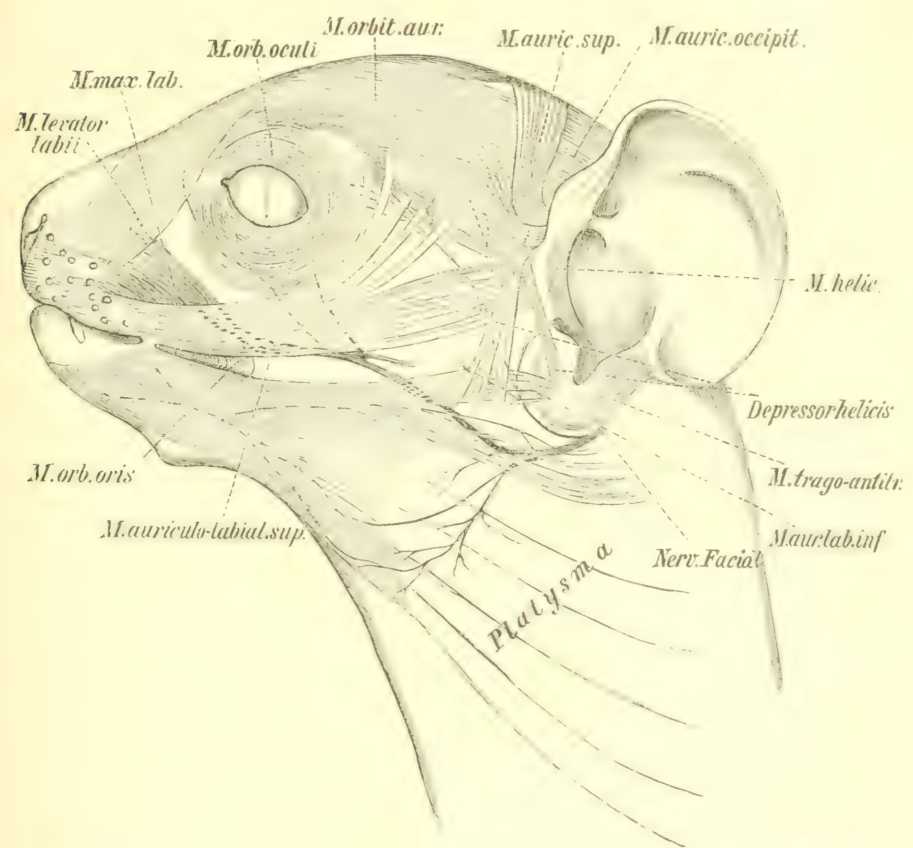


Fig. 162. Gesichtsmuskeln und -Nerven von Propithecus. Oberflächliche Muskellage mit den Verzweigungen des Facialis. Nach Ruge. Die Namen der einzelnen Muskeln sind aus der Figur ohne Weiteres ersichtlich.

(Echidna, Dasypus, Pinnipedier, Erinaceus etc.). Beim Menschen findet sich nur ein schwacher Rest in Form des über den Hals, sowie über einen Theil der Brust und des Gesichts sich erstreckenden Platysma myoides.

Was nun die zur Hautmuskulatur in enger Beziehung stehende mimische Muskulatur betrifft, so tritt sie in Spuren bei Anamnia auf, ist aber hier noch nicht genau untersucht. Studien an höheren Vertebraten haben zu folgenden Resultaten geführt.

Die Ausbildung der mimischen Muskeln hält im Allgemeinen gleichen Schritt mit der Höhe der Intelligenz ihres Trägers. Folglich

wird man bei Primaten auf die höchste Stufe ihrer Entwicklung schliessen dürfen.

Bezüglich ihrer Phylogenese gelten folgende Gesichtspunkte. Der Umstand, dass das ganze vom N. facialis versorgte Muskelgebiet zusammengehört, lässt annehmen, dass die von dem genannten Nerv beeinflussten, zum Visceralskelet gehörigen und dem Antlitz ursprünglich fremden Muskeln Verlagerungen eingingen. Sie müssen sich von der Unterkiefer- und Nackengegend aufwärts bewegt haben, wobei sie in enge Beziehungen zuerst mit den die Ohr- und Mundöffnung umgebenden Weichtheilen, d. h. mit den ebenfalls erst secundär entstehenden Lippen und der Ohrmuschel[1]) traten.

Von diesen beiden Punkten dehnten sie sich weiter aus und erreichten neue Beziehungen zum Auge, zur Nasenöffnung, zur Stirne und zur Schläfengegend (Fig. 162, 163). Die Scheitelgegend wurde wahrscheinlich gleichzeitig erreicht, und zwar auf einem doppelten Wege, nämlich von der Stirn- und Schläfengegend einerseits, sowie von der Occipitalregion andererseits. Dieser Doppelweg, für welchen die Ohrgegend die Grenzmarke bildete, war sozusagen vorgezeichnet durch den gleich nach seinem Austritt aus dem Schädel in einen vorderen (praeauricularen) und einen hinteren (postauricularen) Zweig sich theilenden N. facialis[2]). Beide Muskelgruppen hingen einst unterhalb der Ohröffnung inniger zusammen, und erst weiter oben, indem sie neue Ursprünge an dem sich immer mehr differenzirenden Kopfskelet gewannen — d. h. zu neuen Theilen in Beziehung traten, wurden sie selbständiger. Daneben her kam es da und dort durch Aberration von Muskelportionen zu schichtenweise er-

---

[1]) Die auf der hinteren (medialen) Fläche der Ohrmuschel liegenden Mm. transversus und obliquus auriculae gehören dem System des M. auriculo-occipitalis resp. M. auricularis posterior an, während der M. trago-antitragicus als Abkömmling eines M. auriculo-labialis inferior zu betrachten ist. Die Helixmuskeln endlich, incl. M. pyramidalis (trago-helicinus), entstammen dem System des M. auriculo-labialis superior.

[2]) Nach Killian braucht man keine postauriculare Aufwärtswanderung des Platysmas anzunehmen, da von Anfang an ein Theil (Pars occipitalis) desselben bereits dorsal gelegen ist. Es ist dies nichts Anderes als die hintere oberflächliche Schicht des dorsalen Abschnittes der Hyoidbogen-Muskulatur. Eine solche occipitale Platysmaportion besitzen nicht nur viele Säuger (Ungulata, Carnivora, Glires, Cheiroptera, Insectivora, Marsupialia), sondern auch viele Vogelarten, wie z. B. Eulen, bei welchen sich sogar äussere Ohrmuskeln daraus abspalten. Sie findet sich aber auch bei Sauriern und Cheloniern. Bei Crocodilen existirt als Rest derselben ein kräftiger Heber der Ohrklappe (Levator auriculae).

Dem Platysma überhaupt entspricht bei Amphibien der sogen. M. mylohyoideus posterior, der sich zwischen den hinteren Abschnitten der Mandibularspangen und den Zungenbeinen ausspannt, und der da und dort bis in die Herzgegend nach rückwärts reichen kann. Dieser Muskel erstreckt sich entweder zeitlebens (Menopoma, Cryptobranchus, Proteus) oder doch wenigstens in der Larvenzeit (Salamandrinen, Anuren) weit dorsalwärts. Bei den Fröschen scheint ein dorsaler Theil des Mylohyoideus posterior durch die oberflächlichste Schicht des Digastricus repräsentirt zu sein. Bei den Haifischen entspricht dem betreffenden Muskel der Constrictor des Hyoidbogens (Constrictor superficialis s. hyoideus). Eine hintere Portion dieses Muskels setzt sich direct hinter dem Levator hyomandibularis (mit ihm zusammen den Constrictor superficialis dorsalis bildend) bis zur Rückenfascie fort. — Durch die ganze Wirbelthierreihe lässt sich also ein Homologon der beim Menschen vom R. auricularis posterior N. facialis versorgten Muskeln nachweisen.

folgenden Neubildungen von Muskeln und dadurch zu einer Steigerung ihrer Leistungsfähigkeit (Ruge).

Somit stellt das **Platysma myoides** (M. subcutaneus colli) den Mutterboden der Gesichtsmuskeln vor; es ist der unverbrauchte Rest einer auf den Kopf fortgesetzten Muskulatur, die am Hals in indifferenter Form sich forterhalten hat (Gegenbaur).

Der beste Beweis hiefür liegt in dem Umstand, dass das Platysma des Menschen hie und da mit dem Zygomaticus minor, dem Orbicularis oculi, dem Auricularis anterior und dem Transversus nuchae direct zusammenhängt.

Es ist nun interessant, wie neben der Entstehung neuer, selbständiger Muskeln auch Umformungen in der Gesichtsmuskulatur eintreten, welche mit einer mehr oder weniger vollständigen Rückbildung von Muskeln endigen.

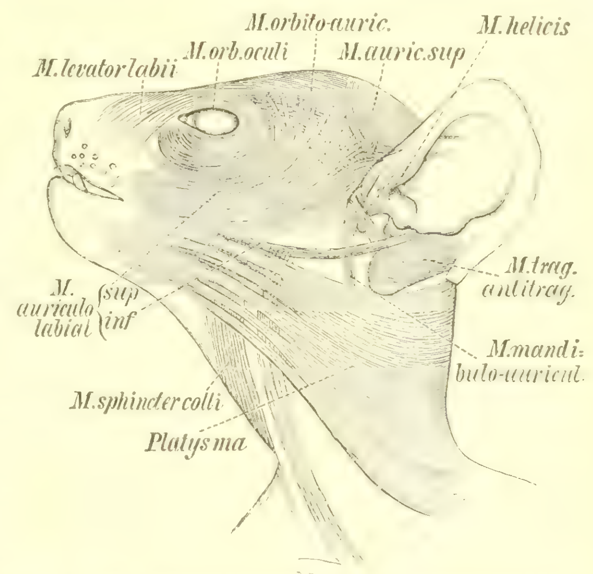


Fig. 163. Oberflächliche Gesichtsmuskulatur von Lepilemur mustelinus: die tiefe Schicht ist am Halse erkennbar. Nach Ruge. Die Namen der einzelnen Muskeln sind ohne Weiteres aus der Figur ersichtlich.

Im letzteren Falle treten uns dann entweder sehnige membranöse Gebilde, d. h. Fascien, an den betreffenden Stellen entgegen, oder es handelt sich um einen totalen Schwund. So trat z. B. beim Menschen an Stelle des M. auriculo- (temporo-) labialis der Halbaffen die Fascia temporalis superficialis, an Stelle des M. sphincter colli derselben die Fascia parotideo-masseterica. Ebenso besteht ein grosser Theil der Galea aponeurotica des Menschen aus sehnig umgewandelten Bündeln des M. occipitalis (Ruge).

Bis jetzt war nur von dem Platysma myoides und seinen Derivaten in der Gesichtssphäre die Rede; nun liegt aber bei Halbaffen im Bereich des Halses unter jenem Muskel noch eine zweite, tiefere Muskelschicht, nämlich der Sphincter colli. Von diesem sind folgende Gesichtsmuskeln abzuleiten: der Sphincter oris, depressor tarsi, caninus (levator anguli oris des Menschen), der maxillo-labialis (levator labii proprius), buccinatorius, sowie endlich die speciellen Nasenmuskeln.

So sehen wir also sowohl die Derivate des Platysma myoides als die des Sphincter colli in ihren Hauptzügen um die Oeffnungen der Sinnesapparate herum gruppirt, indem sie hier als Oeffner und

Schliesser oder — was die Lippengegend betrifft — auch als Werkzeuge zur Nahrungsaufnahme eine ausgedehnte Rolle spielen.

Mit ihrer Differenzirung geht nun eine Verästelung beziehungsweise Plexusbildung des Facialis derart Hand in Hand, dass dieser Nerv gewissermassen ausgesponnen wird. Bezüglich der hierbei in Betracht kommenden Anordnung seiner Fasern vergl. das Capitel über die Hirnnerven.

Parietale Muskeln.

a) Rumpfmuskeln.

Die Rumpfmuskeln bestehen in ihrer einfachsten Form auf jeder Seite des Körpers aus je zwei Hälften, einer dorsalen und ventralen. Beide werden ursprünglich, wie dies z. B. für die Fische gilt, durch

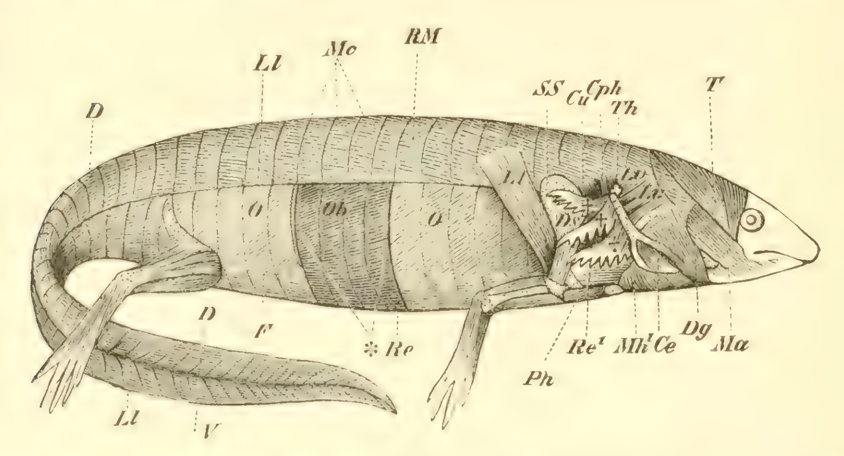


Fig. 164. Die gesammte Muskulatur von Siredon pisciformis. *Ll* Linea lateralis. *D* Dorsale und *V* ventrale Hälfte der Schwanzmuskeln, *RM* dorsale Hälfte der Seitenrumpfmuskulatur (Rückenmuskeln). *O*, *O* Aeusserstes, von der Linea lateralis entspringendes und in die Fascie *F* ausstrahlendes Stratum des M. obliquus abdominis externus. Bei * ist ein Stück davon ausgeschnitten, sodass das zweite Stratum dieses Muskels (*Ob*) frei zu Tage liegt. Bei *Re* geht dessen Faserverlauf aus der schiefen Richtung in die gerade über (beginnende Differenzirung des Rectus abdom.). Bei *Re*[1] sieht man das Rectussystem zum Visceralskelet verlaufen. *Mc* Myocommata des Rückentheils der Seitenrumpfmuskulatur. *T* Temporalis, *Ma* Masseter, *Dg* Digastricus mandibulae, *Mh*[1] Mylohyoideus (hintere Portion), *Ce* Kerato-hyoideus externus. *Lv* Levator arcuum branchialium, ††† Levator branchiarum. *Cph* Halsursprung des Constrictor pharyngis, *Th* Gl. thymus. *Lt* Latissimus dorsi, *Ds* Dorsalis scapulae, *Cu* Cucullaris. *SS* Suprascapula, *Ph* Procoraco-humeralis.

eine bindegewebige, vom Achsenskelet bis zur Haut sich erstreckende, frontal gestellte Scheidewand von einander geschieden [1]). Ihre Gesammt-

---

[1]) Bei Amphioxus, der hierin eine Ausnahme macht, geht die dorsale und ventrale Hälfte des Seitenrumpfmuskels noch vollkommen in einander über, und auch bei Myxinoiden fehlt ein horizontales Muskelseptum. Hinter dem Kiemenapparat ist dies auch der Fall bei Petromyzon und Lepidosteus. Bei den übrigen Fischen sind beide Hälften des Rumpfmuskels durch ein quer liegendes, bindegewebiges Septum in ihrer ganzen Ausdehnung von einander getrennt. Dasselbe erstreckt sich

masse bezeichnet man als „Seitenrumpfmuskel". Die dorsale Hälfte reicht nach vorne bis zum Hinterhaupt, die ventrale bis zum Schultergürtel, beziehungsweise bis zum Unterkiefer. Beide stossen in der Seiten- sowie in der ventralen und dorsalen Mittellinie zusammen, und jede besteht aus vielen, von Bindegewebe (**Myocommata**) umrahmten Muskelportionen (**Myomeren**), welche eine segmentale Anordnung zeigen und sich unter allmählicher Verschmälerung bis zum Schwanzende erstrecken (Fig. 162, 163). Dieser ursprünglich metamere Charakter der Parietalmuskeln bildet ein charakteristisches Merkmal aller Wirbelthiere und steht mit der Segmentirung des Achsenskeletes und der Spinalnerven derart in correspondirendem Verhältniss, dass je ein Myomer je einem Wirbel und einem Paar Spinalnerven entspricht, d. h. es deckt sich ursprünglich die Neuromerie mit der Myomerie. Dieses Congruenzverhältniss kann aber, wie namentlich bei Amnioten, und hier wieder vor Allem bei Säugern, im Laufe der Entwicklung eine Störung erfahren, indem es zu Verschiebungen kommt.

Fische und Dipnoër.

Bei Fischen und Dipnoërn herrschen noch sehr primitive Verhältnisse; doch kommt es bereits an der ventralen Körperseite zu Differenzirungen gewisser Muskelcomplexe, die man als Vorläufer von geraden und schiefen Bauchmuskeln (Rectus et Obliqui abdominis) bezeichnen kann. Im Gegensatz dazu besitzt die dorsale Hälfte der Parietalmuskeln durch die ganze Wirbelthierreihe hindurch ein conservativeres, d. h. ursprünglicheres Verhalten, als die ventrale, was wohl darauf zurückzuführen ist, dass letztere die in ihrem Volumen starken Schwankungen unterliegende Leibeshöhle zu umschliessen hat.

Die Selachier, bei welchen sich beide Lamellen des Urwirbels zu Muskelfasern umwandeln, besitzen nur einen einzigen schrägen Bauchmuskel, der ventral in einen primitiven Rectus übergeht, indem seine Fasern seitlich von der ventralen Mittellinie einen gestreckten Verlaut nehmen. In jenem schrägen Bauchmuskel steckt noch der Obliquus externus und internus der Amphibien. Auch bei den Ganoiden werden beide Lamellen des Urwirbels zu Muskelfasern. Hier stimmt die gesammte Rumpfmuskulatur vollkommen mit der primären Muskulatur der Urodelen überein, insofern an der ventralen Hälfte die Fasern beider Lagen ebenfalls gekreuzten Verlauf zeigen. Auch für die Teleostier, wo man gleicher weise einen Obliquus externus und internus, welche ventral in einen Rectus übergehen, unterscheiden kann, gilt dieser Satz. Auch existirt hier ober- und unterhalb der Seitenlinie ein Rectus lateralis.

Späterhin bilden sich dann die Muskeln in anderer Weise aus als bei Urodelen. — Die secundäre Bauchmuskulatur der Urodelen fehlt bei Fischen noch vollständig (F. Maurer).

---

von der Wirbelsäule bis zur Haut, und da, wo letztere erreicht wird, verläuft die später zu besprechende Linea lateralis.

Etwas weiter als bei Fischen ist der Differenzirungsprocess der Rumpfmuskulatur bei den Dipnoërn gediehen, doch kann hier nicht näher darauf eingegangen werden[1]).

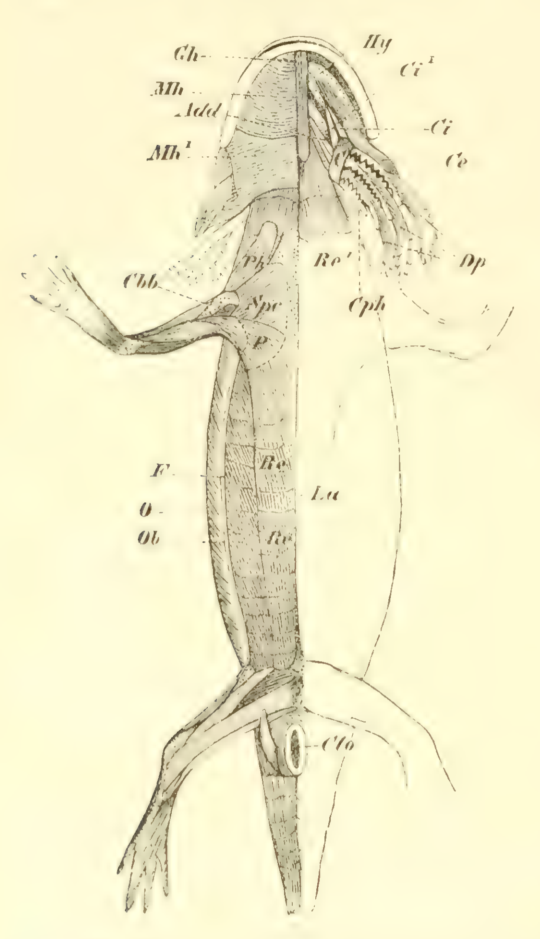


Fig. 165. Die gesammte Muskulatur von Siredon pisciformis von der Ventralseite. *O* äusserstes Stratum des Obliquus externus, bei *F* in die Fascie ausstrahlend, welche hier durchschnitten ist, *Ob* zweites Stratum desselben Muskels, *Rc* Rectus abdominis, bei *Rc*¹ in die Visceralmuskulatur (Sterno-hyoideus) und bei *P* in den Pectoralis major ausstrahlend. *Mh*, *Mh*¹ vordere und hintere Portion des Mylohyoideus, welcher in der Mittellinie durchschnitten ist, sodass hier die eigentliche Visceralmuskulatur frei zu Tage liegt. *Ce*, *Ci* Keratohyoideus externus und internus. Ersterer befestigt sich am Hyoid (*Hy*). *Add* Adductor arcuum branchialium, *C* Constrictor arcuum branchialium. *Cph* vom hintersten Kiemenbogen entspringende Portion des Constrictor pharyngis. *Dp* Depressores branchiarum, *Gh* Genio-hyoideus, *Ph* Claviculo-humeralis, *Spc* Supracoracoideus, *Cbb* Coraco-brachialis brevis, *Clo* Cloake, *La* Linea alba abdominis.

Amphibien.

Die Rumpfmuskulatur der Urodelen (Fig. 165) hat von F. Maurer eine vorzügliche Bearbeitung erfahren, und ich lege die Resultate dieses Autors der folgenden Darstellung zu Grunde:

Bei den Urodelen bildet sich die ventrale Rumpfmuskulatur, deren Zusammengehörigkeit aus der Art ihrer Innervation erhellt, aus den Muskelplatten der Urwirbel. Dabei lassen sich primäre und secundäre Muskeln unterscheiden. Die primären, welche aus dem Urwirbelmuskelblatt direct auswachsen, sind durchweg den Urwirbeln entsprechend segmentirt, und an diesen, je eine einheit-

[1]) Das Muskelgewebe des im Sommerschlaf befindlichen Protopterus zeigt die verschiedensten Grade der regressiven Metamorphose, bezw. der fettigen Degeneration. Leukocyten wandern ein und reissen die zerfallenden Gewebsmassen an sich. Von den intact bleibenden Muskelresten aus erfolgt dann später offenbar die Regeneration.

Diese Thatsache findet ihre Parallele in den Beobachtungen von Miescher-Rüsch am Lachs. Auch hier handelt es sich zur Laichzeit um eine Verwendung des grossen Rumpfmuskels als Nährmaterial für das Ovarium. Aehnliches ist auch bei den Cyclostomen (es kommt hier zu förmlicher Histiolyse) beobachtet worden, und möglicher Weise führen Untersuchungen an winterschlafenden Batrachiern und Reptilien zu denselben Ergebnissen.

liche Masse darstellenden Muskelsegmenten, lassen sich zwei Lamellen, eine mediale und eine laterale, unterscheiden. Erstere entspricht der medialen Lamelle des ventralen Urwirbelfortsatzes und stellt den primären M. obliquus internus dar, letztere, der lateralen Lamelle des Urwirbelfortsatzes entsprechend, führt zur Bildung des M. obliquus externus. Ventralwärts biegen beide Obliqui in einander um, zeigen hier einen longitudinalen Faserverlauf und stellen den M. rectus dar. — Die secundären Bauchmuskeln der Urodelen bilden sich an der inneren und äusseren Fläche des ventralen Theiles der primären Muskellagen; es handelt sich also um einen Delaminationsprocess. Die secundären Bauchmuskeln sind der Obliquus externus superficialis, der Rectus superficialis, der Transversus[1]) und der Subvertebralis. Alle diese Muskeln sind ein directes Differenzirungsproduct der Muskelplatten der Urwirbel; die Parietalplatten des mittleren Keimblattes haben keinen Antheil an ihrer Bildung. Die Zeit der Bildung der Extremitäten fällt mit der Entwicklung der secundären Bauchmuskulatur zusammen. Letztere spielt nur bei Caducibranchiaten, bei welchen sie sich zur Zeit der Metamorphose kräftig zu entwickeln beginnt, eine grössere Rolle, während die primäre Muskulatur eine verschiedenartige (bei Salamandra z. B. eine sehr bedeutende) Rückbildung erfährt. Der ventrale Theil der primären Bauchmuskulatur (Rectus profundus) bleibt erhalten, löst sich aber von dem ursprünglich mit ihm zusammenhängenden Obliquus externus (profundus). Letzterer bleibt im Uebrigen als schwache, oft auch unterbrochene Faserlage bestehen[2]), während sich der Obliquus internus in seinen mittleren Fasern fast ganz zurückbildet. Die dorsalen Fasern dieses Muskels werden kräftiger und vereinigen sich mit dem Transversus zu einer einheitlichen Muskelplatte. (Auch im dorsalen Theil der Rumpfmuskulatur finden Rückbildungen statt.)

Der segmentale Zustand kommt — darauf weist die metamere Innervation hin — nicht nur den primären, sondern auch sämmtlichen secundären Bauchmuskeln zu. Derselbe ist stets als der primäre zu betrachten, und die bindegewebigen Myocommata greifen immer durch die ganze vierschichtige Muskellage als einheitliche Septen hindurch; d. h. keinem Muskel kommen selbständig gewordene Inscriptiones tendineae zu. In dieser Beziehung bildet die einzige Ausnahme der Rectus profundus von Salamandra und Amblystoma. Nirgends fehlt aber auch hier der segmentale Charakter im Sinne der Körpermetamerie. Der Obliquus externus superficialis ist bei allen Urodelen segmentirt, mit Ausnahme der Gattung Triton. Er stellt hier eine gleichmässige, einheitliche Muskelplatte dar, deren Fasern über die unterliegenden Myocommata des Obliquus externus profundus hinwegstreichen. Bei Cryptobranchus japonicus fliessen beide Obliqui, der oberflächliche und der tiefe, zu einer Schicht zusammen.

Der Transversus der Urodelen zeigt von sämmtlichen Bauchmuskeln das verschiedenartigste Verhalten; er fehlt bei keiner Form. Die Verschiedenheiten prägen sich sowohl aus in der Art seines Ursprungs, als seines Verhaltens zur Körpermetamerie und seiner Lagebeziehungen

[1]) Bei Proteus und Siren entwickelt sich der Transversus besonders kräftig.

[2]) Das Uebergreifen des M. obliquus externus dorsalwärts über die Seitenlinie ist, da ja dieser Muskel ursprünglich nur der ventralen Körperhälfte angehört, als eine „Wanderung" (Fürbringer) aufzufassen.

zu den ventralen Aesten der Spinalnerven. Sein Faserverlauf ist durchgehend kein vollkommen querer, sondern schräg im Sinne des Obliquus internus. Zu dem letzteren verhält er sich gerade wie der Obliquus externus superficialis zu dem Profundus. Nur bei Cryptobranchus ist der Transversus durchweg segmentirt, bei allen übrigen Formen greifen die Fasern an manchen Stellen über ein Segmentalseptum weg in das benachbarte Körperglied über. Cryptobranchus zeigt somit das primitivste Verhalten, während der gänzlich unsegmentirte Transversus des Proteus am meisten von seinem primitiven Zustand abweicht. Ein weiteres ursprüngliches Verhalten des Transversus prägt sich bei jenen Formen (Siredon, Menobranchus, Cryptobranchus, Siren, Proteus) aus, wo der Muskel nach innen von den Nerven liegt. — Die primäre ventrale Rumpfmuskulatur reicht nach vorne bis zum Zungenbein, die secundäre endigt hinter dem Kiemenapparat, der Obliquus externus superficialis am vierten Halswirbel, der Transversus hinter dem Herzen. Letzterer greift nur bei Caducibranchiaten nach der Metamorphose weiter nach vorne über, mit Fasern, die ihm vom Obliquus internus mitgetheilt werden. Derartige Bündel treten in Beziehung zum Oesophagus.

Diesen soeben von den Urodelen geschilderten Verhältnissen gegenüber zeigt das Rumpfmuskelsystem der Anuren insofern ein negatives Verhalten, als hier nur zwei Schichten von seitlichen Bauchmuskeln vorhanden sind und als der in der Larvenperiode noch sich ausprägende metamere Charakter derselben später mehr und mehr verwischt erscheint.

Indem ich mich nun zu der Rumpfmuskulatur der Amnioten wende, hebe ich zunächst das, was über die Anschlussmöglichkeit derselben an diejenige der Anamnia feststeht, hervor. Bezüglich des Obliquus internus abdominis herrscht eine sichere Homologie zwischen beiden grossen Wirbelthiergruppen, und dasselbe gilt für den Transversus abdominis. Ob aber der Obliquus externus der Vögel, wo er zum erstenmal einfach wird und als solcher auch bei den Säugern erscheint, dem äusseren oder inneren Obliquus der Amphibien und Reptilien entspricht, wissen wir nicht, und Aehnliches gilt für den von den Vögeln an einfach werdenden Rectus.

Die Entwicklungsgeschichte der Amnioten-Rumpfmuskulatur ist leider noch kaum bekannt; wir wissen nur, dass sich die Differenzirungsvorgänge am Urwirbel der Amnioten wesentlich anders abspielen, als bei den Anamnia.

Aus diesen eben dargestellten Gründen lässt sich für die Amnioten-Rumpfmuskulatur in der Darstellung kein so weiter Rahmen ziehen, wie dies, Dank den Maurer'schen Untersuchungen, für die urodelen Amphibien möglich war.

Reptilien.

Bei Reptilien erheben sich die Parietalmuskeln auf eine wesentlich höhere Entwicklungsstufe. Es kommt dies zum Ausdruck in der feineren Ausgestaltung des Skeletes, die sich namentlich in den Rippen und dem Schultergürtel ausspricht. Das treibende Princip dabei ist die veränderte, rhythmisch werdende Respirationsweise, bedingt durch die mehr und mehr sich entfaltende Lunge.

Immer deutlicher bereitet sich eine Scheidung vor in Brust und Bauch, und es kommt zu wohl ausgeprägten Musculi intercostales externi und interni. In der Lumbalgegend, wo sich die Rippen mehr und mehr aus der zwischen ihnen befindlichen Muskulatur herausziehen, verliert letztere ihren intercostalen, d. h. segmentirten Charakter und bildet zusammenhängende, zwischen den letzten Rippen und dem Beckengürtel liegende breite Massen, wie z. B. den dicht neben der Wirbelsäule liegenden Quadratus lumborum.

Während das Rectussystem bei Amphibien noch jenseits des Schultergürtels, z. Th. direct auf die Halsmuskulatur fortgesetzt erscheint, erfährt dasselbe bei Reptilien durch das Sternum nach vorne zu eine Abgrenzung. Der stets stark entwickelte Rectus abdominis zerfällt jederseits in drei Portionen, nämlich in eine Pars ventralis, interna (Unterabtheilung der vorigen) und lateralis.

Während sich in der dorsalen Hälfte des Seitenrumpfmuskels der Urodelen noch kein bedeutender Differenzirungsprocess bemerklich macht, ist dies in der Reihe der Reptilien in hohem Grade der Fall. Man unterscheidet hier einen M. longissimus, ileocostalis, Mm. interspinales, semispinales, multifidi, splenii, levatores costarum sammt den zu den letzteren gehörigen Scaleni.

Abgesehen von der Region der Cloakengegend und der Schwanzwurzel, wo es ebenfalls zur Herausbildung neuer Muskeln (Ilio-, Ischio-, Pubi- und Lumbocaudalis, d. h. zu Hebern, Beugern, Vorwärtsziehern des Schwanzes, zu Muskeln des Afters und der Geschlechtsorgane) kommt, bewahrt die übrige Caudalmuskulatur ihr primitives, von den Ahnen her vererbtes Verhalten.

Vögel.

Bei den Vögeln ist der ursprüngliche Charakter der Stammmuskulatur noch ungleich verwischter als bei Reptilien.

Dies beruht in erster Linie auf der excessiven Entwicklung der Vorderextremitätenmuskeln, wie vor Allem des Pectoralis major und der damit Hand in Hand gehenden Verlängerung des Brustbeines nach rückwärts.

Dabei ist zu bemerken, dass die Grösse des in seiner Ausbildung sehr variirenden Pectoralis major nicht vollkommen mit der Flugfähigkeit coincidirt: kleinere, schnell fliegende Vögel besitzen einen relativ viel mächtigeren Muskel, als die grösseren, ruhig schwebenden Gattungen, bei denen andere Vorrichtungen eine Ersparniss an Muskelmaterial gestatten. Bei den Ratiten ist der Muskel immer klein und dünn. Im Allgemeinen schon bei Reptilien vorgebildet, erreicht er bei Vögeln eine grössere Compactheit und Selbständigkeit; überdies enthält er Elemente, welche dem Pectoralis major und minor des Menschen entsprechen.

Eine den Vögeln eigenthümliche Bildung ist der ebenfalls zum Pectoralsystem gehörige, vom Os pubis und der Fascie (resp. Aponeurose) der oberflächlichen Bauchmuskeln entspringende M. pectoralis abdominalis s. cutaneus. Dieser Muskel fehlt den Ratiten gänzlich, und ebenso einigen Carinaten. (Ueber die Detail-Verhältnisse der Brust-, Schulter- und Armmuskulatur vgl. das grosse Werk Fürbringer's). Ebendaselbst finden sich auch Angaben über interessante Aberrationen der Mm. trapezius, serratus superficialis, pectoralis, biceps, latissimus dorsi und deltoides auf das Pro-

patagium, Metapatagium und auf die Haut und Fascie der Schulter, der Brust und des Rückens.

Da ferner die letzten Rippen dem Becken sehr nahe liegen, so erleidet der für die Seitenbauchmuskeln bestimmte Raum eine starke Beschränkung.

Der M. obliquus abdominis externus, der hier zum erstenmal einfach wird, sowie der internus sind vorhanden, allein nur spärlich entwickelt, was namentlich für den letzteren gilt, der geradezu in Rückbildung begriffen scheint. Ein Transversus ist in der Bauchregion nicht einmal mehr in Spuren nachweisbar, dagegen tritt jederseits ein von jetzt an frei werdender, unsegmentirter Rectus auf. Er sowohl wie die schiefen Bauchmuskeln wirken durch Herabziehung der Rippen als kräftige Inspiratoren und zugleich als Compressoren der Bauchhöhle.

Die Intercostales externi und interni sind kräftig angelegt, und zum erstenmal tritt an der Innenfläche der Sternalenden der Rippen ein Triangularis sterni auf (letzter Rest des Transversus).

Die dorsale Partie der Stammmuskulatur zeigt sich im Bereich des Rumpfes nur sehr spärlich, am Halse dagegen ausserordentlich reich entwickelt.

Beim Vogel erscheint Alles darauf berechnet, dem hoch entwickelten, den ganzen Organismus tief beeinflussenden Respirationssystem, beziehungsweise dem Flugapparat, eine möglichst grosse Zahl von Muskeln dienstbar zu machen, und darin liegt eine wesentliche Differenz gegenüber den Reptilien (vgl. den Respirationsapparat der Vögel).

Säuger.

Bei den Säugern sind stets drei Seitenbauchmuskeln, ein einfacher M. obliquus externus, internus und transversus, vorhanden. Der M. obliquus externus besitzt bei zahlreichen Säugethieren, vor Allem bei Tupaia und Prosimiern, Zwischensehnen, welche auf den ursprünglich segmentalen Charakter zurückweisen. Im Allgemeinen aber stellen sie einheitliche breite Muskelplatten dar. Gegen die ventrale Mittellinie zu strahlen sie in starke Aponeurosen aus, welche den Rectus abdominis einscheiden. Letzterer, ebenfalls ein metamerer Muskel, ist auch hier wie bei Vögeln, jederseits nur einfach und besitzt eine wechselnde Zahl von Myocommata; nie hängt er mehr, was z. B. noch bei Urodelen der Fall ist, mit den (ab origine zu seinem System gehörigen) axialen Halsmuskeln, dem Sternohyoideus, Sternothyreoideus etc. zusammen, sondern stets schiebt sich, wie dies bei den Sauropsiden schon erwähnt wurde, zwischen beide das Sternum ein. Immerhin reicht er da und dort, wie z. B. bei niederen Primaten, weit nach vorne bis ins Gebiet der ersten Rippe. Bei höheren Primaten reicht sein Ursprung nach hinten an tiefer liegende Rippen. Den höchsten Grad dieser Verlagerung unter beharrlich fortschreitendem Verlust von Myomeren trifft man bei den Anthropoiden und dem Menschen. Den Uebergang vermitteln die Hylobatesarten[1]).

[1]) Dieses Zurückweichen des Rectus steht nach G. Ruge in wichtigen Beziehungen zu dem grossen Adductor (Pectoralis major) der oberen Extremität, insofern sich nämlich erst mit dem Zugrundegehen oberer Rectusportionen die Ursprungsbündel des M.

An der Ventralseite des Rectus abdominis liegt bei Schnabel- und Beutelthieren der kräftige M. pyramidalis. Er nimmt seinen Ursprung von dem inneren Rand der Beutelknochen und kann bis zum Sternum emporreichen. Mit dem Verlust der Beutelknochen unterliegt bei den höheren Säugern in der Regel, aber durchaus nicht immer, auch der M. pyramidalis einer Reduction, resp. einem gänzlichen Schwund. Er ist übrigens häufig bis zu den Primaten hinauf noch in Spuren nachweisbar und entspringt dann stets in paariger Anordnung vom horizontalen Schambeinast, rechts und links von der Mittellinie.

Wie bei den Sauropsiden, so begegnen wir auch bei Säugern dem M. obliquus abdominis externus und internus in der Brustgegend wieder unter der Form der Mm. intercostales externi und interni.

Was ich oben von der Differenzirung der dorsalen Partie der Rumpfmuskulatur der Reptilien gesagt habe, gilt im Wesentlichen auch für die Säuger. Hier wie dort erhält sich die Metamerie auf der dorsalen Rumpfwand länger als auf der ventralen.

b) Diaphragma.

Bei der Bildung des Zwerchfells oder Diaphragma handelt es sich um eine in der Vertebratenreihe ganz allmählich sich anbahnende, in ihren letzten Ursachen noch keineswegs ganz verständliche Abkammerung des Cöloms (Pleuroperitonealhöhle) in zwei Abtheilungen: eine Herzbeutelbrusthöhle und eine Abdominalhöhle. Diese zwei bezw. drei serösen Höhlen des Körpers lassen sich in ihrem Zustandekommen nur verstehen, wenn man zugleich auch die Entwicklung der Leber, der Lungen, sowie sämmtlicher in den rechten Vorhof des Herzens sich ergiessender grosser Venen in den Kreis der Betrachtung zieht.

Bezüglich der hier sich abspielenden, ausserordentlich complicirten Vorgänge muss ich auf Specialarbeiten, wie namentlich auf die von Uskow, His und Ravn, sowie auf die verschiedenen Lehrbücher über Entwicklungsgeschichte verweisen.

Erwähnt soll hier nur werden, dass bei Säugern schon in sehr früher Embryonalzeit, nach unten vom Herzen, eine Querfalte („Septum transversum") auftritt, in welche alle die grossen, in den Vorhofs-Sinus des Herzens einmündenden Gefässe eingebettet sind, nämlich die Vena omphalo-mesenterica, die Nabelvenen und die Cuvier'schen Gänge (vgl. das Gefässsystem). Diese Venen und jene, die beiden Seitenwände des Rumpfes verbindende Querfalte stehen somit im engsten genetischen Zusammenhang.

Durch das Auftreten der Querfalte, welche sich zwischen den Venensinus des Herzens und den Magen einschiebt, wird die ursprünglich einheitliche Rumpfhöhle in eine vordere und eine hintere Abtheilung, d. h.

pectoralis major (dasselbe gilt auch für den M. pectoralis minor) der festen vorderen, durch Rippen gebildeten Thoraxfläche zu bemächtigen vermögen. Wo, wie bei niederen Affen, der M. rectus vorne den Thorax bis zum lateralen Rande des Sternums überlagert, wo also noch ganz primitive Verhältnisse vorliegen, da sind die vom Skelet entspringenden Zacken der Mm. pectorales auf das Sternum angewiesen.

in die Herzbeutelbrusthöhle (HERTWIG) und in die Bauchhöhle getrennt. Dies geschieht jedoch nur ganz allmählich, insofern anfangs noch zwei enge Verbindungscanäle zwischen beiden existiren, welche dorsal, rechts und links von der Wirbelsäule liegen, und welche später die aus dem Darm hervorwachsenden Lungenanlagen aufnehmen, um schliesslich unter Abschnürung von dem ursprünglich mit ihnen communicirenden Herzbeutel zu den beiden Brust- oder Pleuralhöhlen zu werden.

Zuerst vollzieht sich die Abschnürung des Herzbeutels, des Pericardiums, und auf diesem Entwicklungsstadium verharren zeitlebens die Amphibien und die Sauropsiden; bei Mammalia dagegen kommt es in einem weiteren Entwicklungsstadium dadurch noch zum völligen Abschluss von Brust- und Bauchhöhle, dass zwischen die ursprünglich an einander stossende Lunge und Leber von der seitlichen und hinteren Rumpfwand Falten vorspringen, welche mit dem oben erwähnten Septum transversum verschmelzen und so den dorsalen Theil des Zwerchfells bilden. Letzterer kann somit als eine phyletisch und ontogenetisch jüngere, der ventrale oder sternale Zwerchfellsabschnitt als eine ältere Bildung bezeichnet werden. Auf die starken, ontogenetisch sich abspielenden Lageveränderungen der Brustorgane kann hier nicht eingegangen werden.

Was nun das Verhalten des Diaphragmas bei den Hauptgruppen der Wirbelthiere betrifft, so handelt es sich schon bei **Fischen** in postembryonaler Zeit um eine Abkammerung der Pericardialhöhle von der allgemeinen grossen Rumpfhöhle. Im Uebrigen besitzt letztere noch ein continuirliches Lumen, das nirgends von Scheidewänden unterbrochen wird. Aehnlich verhalten sich auch die **Amphibien**; allein es ist hier doch insofern schon ein weiterer Fortschritt bemerklich, als die beiden Parietalgekröse, welche bei der Unke vom Venensack des Herzens und vom Vorderrande der Leber jederseits unter dem von der Lunge eingenommenen Raume zur Leibeswand ziehen und sich später nach hinten ausbreiten, unzweifelhaft ein Rudiment einer ventralen Wand jedes Pleuralraumes darstellen. Andererseits ist der freie Rand des dorsalen Lebergekröses, welches die Innenwand des rechten Pleuralraumes bildet, schräg gegen die seitliche Bauchwand gekehrt und ihr später bis zur Berührung genähert; bei älteren Thieren scheint eine gewisse Wiederholung dieses Gekröses auch auf der linken Seite zu existiren.

In jenen Verhältnissen zeigen sich bereits die Vorstufen des Säugethierzwerchfells angebahnt, und man kann sagen: das Zwerchfell der Amnioten geht aus Theilen hervor, welche nicht nur bei den Amphibien, sondern selbst schon bei Neunaugen vorgebildet sind. (A. GÖTTE.)[1])

Bei Amphibien sowohl als bei Sauropsiden sollen sich neben

[1]) Die Homologa der Pleuralräume bei den Neunaugen sind die oberen Theile des Pericardialraumes, wo jederseits zwischen der Speiseröhre und der Leibeswand die Vorniere liegt. Störend ist dabei nur der Umstand, dass das Herz bei den Neunaugen hinter dem Kiemendarm, bei den Amphibien unter demselben entsteht, was eben den vollständigen Zusammenfluss des Pericardialraumes und der Pleuralräume bei den ersteren und die ursprüngliche Trennung derselben bei den Amphibien zur Folge hat. Würde das Herz der Neunaugen unter den Kiemendarm vorrücken, so wäre der letztere die Decke, die zugleich mit vorgeschobene Leber die Hinterwand des Herzbeutels, wie bei allen Wirbelthieren, und die Pleuralhöhlen befänden sich dann genau in derselben Lage wie bei den Amphibien (GÖTTE).

fibrösen Elementen in dem noch ganz primitiven Diaphragma bereits Muskelspuren nachweisen lassen. Dies mag sich so verhalten; allein jedenfalls bedürfen jene Angaben dringend einer Nachprüfung, und die betreffenden Verhältnisse müssten neben einer vergleichend-anatomischen gleichzeitig auch eine embryologische Bearbeitung erfahren.

Erst bei Säugethieren erscheint, wie oben schon geschildert wurde, ein vollkommen abschliessendes, kuppelartiges, von der Wirbelsäule, von den Rippen und dem Sternum entspringendes Zwerchfell, das als wichtiger Respirationsmuskel eine Verlängerung des Cavum thoracis in sagittaler Richtung erlaubt. Er erhält seine Innervation von dem aus dem Plexus cervicalis stammenden Nervus phrenicus.

c) Muskeln der Gliedmassen.

Wenn irgendwo, so gilt von den Muskeln der Gliedmassen der Satz, dass nur unter Berücksichtigung der Homologien der Skelettheile, der Lagebeziehungen zu benachbarten Weichtheilen und der Nerven etwas Erspriessliches auf dem Gebiet der vergleichenden Myologie geleistet werden kann.

Leider sind aber die Arbeiten auf dem Gebiete der Extremitätenmuskulatur noch nicht ausreichend, um ein umfassendes Gesammtbild zu entrollen, und wir müssen uns deshalb darauf beschränken, nur eine in ganz allgemeinen Zügen gehaltene Skizze zu entwerfen.

Bei der primitiven Form, in welcher wir die Extremitätenmuskulatur, entsprechend den noch sehr einfachen Gliedmassen, bei Fischen und Dipnoërn finden, weist Alles darauf hin, dass wir sie als ein Derivat der Parietalmuskeln bezw. der Myotome betrachten dürfen, und dies fanden wir ja auch durch die Entwicklungsgeschichte der Selachier und Sturionen bestätigt.

Bei Fischen und noch mehr bei Dipnoërn lässt sich die Flossenmuskulatur (und dies gilt im Allgemeinen auch für die übrigen Wirbelthiere) in zwei Abtheilungen bringen. Die eine greift von der Seitenrumpfmuskulatur, und zwar theils von der dorsalen, theils von der ventralen Hälfte auf den Schulter- und Beckengürtel über, die andere liegt im Bereich der freien Extremität. Letztere besteht bei den Fischen und Dipnoërn im Wesentlichen aus Levatoren, Adductoren und Depressoren der Flosse, und diese können wieder in mehrere Schichten, in tiefe und hohe, zerfallen. Schon bei Amphibien aber werden die Verhältnisse, entsprechend der Umwandlung der Flosse in ein Gehorgan, d. h. in einen mehrarmigen Hebel, viel complicirtere. Es treten Heber, Senker, Anzieher, Rückwärts-, Vorwärts-Zieher und Dreher des Schulter- und Beckengürtels auf. Dazu gesellen sich Strecker und Beuger der freien Extremitäten, und diese gliedern sich wieder in solche des Oberarmes und Oberschenkels, des Vorderarmes und Unterschenkels, der Hand, des Fusses, der Finger und Zehen. Kurz, die Zahl der Muskeln nimmt von den Urodelen an durch die Reihe der Reptilien und Vögel hindurch bis zu den Säugethieren beständig zu. Dabei tritt ihr Einfluss auf die Umgestaltung des Skeletes, wie vor Allem auf den Visceralschädel, die Scapula, das Becken und den Tarsus deutlich hervor.

Die wichtigsten Schultermuskeln, welche wir bei höheren Formen einen immer breiteren Ursprung am Rumpfe gewinnen sehen, sind der Cucullaris, der morphologisch zu ihm gehörige Sternocleido-mastoideus, die Rhomboidei und der Levator scapulae. Es handelt sich dabei um Dreher-, Vor- und Rückwärtszieher des Schulterblattes. Als Antagonisten dieser Muskeln fungiren der Serratus anticus major und der Pectoralis minor.

Am Beckengürtel, dessen Beweglichkeit derjenigen des Schulterblattes gegenüber sehr in den Hintergrund tritt, darf man nicht ohne Weiteres auf homologe Muskelgruppen schliessen; man hat es vielmehr in vielen Punkten mit ganz anderen Verhältnissen zu thun. Viel ähnlicher verhält sich die im Dienst der freien vorderen und hinteren Extremität stehende Muskulatur. Hier wie dort finden sich Aus- und Einwärtsdreher des Oberarmes wie des Oberschenkels, ferner an der medialen Seite mächtige Anzieher (Adductoren). Entsprechend der verschiedenen Winkelstellung des Ellbogen- und Kniegelenkes liegen die Streckmuskeln der vorderen Extremität an der hinteren, die der hinteren Extremität an der vorderen Peripherie, und gerade umgekehrt liegen die Beuger. Aus letzteren sind auch die an der Vorderextremität viel schärfer als an der hinteren individualisirten **Pronatoren** hervorgegangen. Die **Supinatoren** nahmen ihre Entstehung aus Streckmuskeln (vergl. das Nervensystem)[1].

Die Muskeln der Schulter und des Oberarmes repräsentiren, wie die dabei in Betracht kommenden Skelet-Elemente bei Vögeln, die höchste und einseitigste Differenzirung des Sauropsidentypus. Die meisten Anknüpfungspunkte gewähren Crocodile, und namentlich die Saurier, in wenigen Punkten kommen auch die Chelonier in Betracht.

Die hohe Differenzirung beruht in einer mächtigen Entfaltung derjenigen Muskeln, welche bei der Flugbewegung in Frage kommen, dabei handelt es sich um Ausdehnungen auf benachbarte Skelettheile, sowie um Kreuzungen dorsaler und ventraler Muskelgruppen, wobei die ventralwärts gehende Wanderung vorschlägt.

Weiterhin kommen aber auch in Betracht Aberrationen an die Haut und die subcutane Fascie. Damit tritt die Muskulatur sowohl in nähere Beziehung zu den beiden grossen Hautduplicaturen des Flügels, den Flugmembranen (die kleinere hintere: Metapatagium, die vordere grosse: Propatagium), als auch zu den Federfluren, und es entstehen auf diese Weise oberflächliche Schichten, die zwar von verschiedenen Autoren dem Hautmuskelsystem zugerechnet worden sind, aber mit der aus glatten Muskelfasern bestehenden Hautmuskulatur (vgl. das Capitel über das Integument) nicht zu verwechseln sind (Fürbringer).

Wie bei den Muskeln, so finden sich auch bei den Nerven viele Verbindungspunkte der Vögel mit den Reptilien; gleichwohl handelt es sich aber da und dort, wie z. B. im System der Mm. thoracici superiores (z. B. beim M. rhomboideus und serratus) um neu erworbene, den Vögeln eigenthümliche Verhältnisse, die allerdings z. Th. aus einer weiteren Fortbildung des schon bei Reptilien angebahnten Verhaltens hervorgegangen zu denken sind.

[1]) Wo es sich um Rückbildungsprocesse am Skelet handelt, gehen dieselben immer auch die betreffenden Muskeln an. So tritt bei Scinken mit einer Verkümmerung des Gliedmassenskeletes gleichzeitig auch eine in distal-proximaler Richtung fortschreitende Verkümmerung der zugehörigen Muskulatur ein.

Was die Säugethiere anbelangt, so zerfallen hier die Flexoren-Massen der Finger im Allgemeinen in drei Lager: 1) ein hohes (Palmaris longus), 2) ein mittleres (Flexor digitorum communis sublimis), 3) ein tiefes (Flexor digitorum communis profundus incl. Flexor pollicis longus).

Die beiden Flexorensysteme stehen, was ihre Ausbildung anbelangt, in streng reciprokem Verhältniss zu einander, d. h. wenn das eine schwach ist, so gelangt das andere zu stärkerer Entfaltung. Sie stehen im Bereich der Finger insofern in interessanten Lagebeziehungen zu einander, als die Sehnen des oberflächlichen Beugers von denjenigen des tiefen durchbohrt werden („M. perforatus und perforans").

Bei Monotremen ist die gesammte Flexorenmasse der Hand noch einheitlich, noch nicht differenzirt. Bei Masupialiern beginnt sich der Flexor sublimis allmählich abzuspalten; er erscheint hier noch wie ein schwacher Appendix vom Flexor profundus. Bei Edentaten scheint jene Abspaltung bei manchen Vertretern dieser Gruppe noch nicht durchgeführt, doch liegen andererseits Andeutungen eines Palmaris longus vor. Auch bei Insectivoren finden sich z. Th. noch sehr primitive Zustände, doch muss ich bezüglich dieser sowie der bei den übrigen Säugethieren herrschenden Verhältnisse auf die Literatur (Windle) verweisen.

Der M. palmaris und plantaris longus schickt bei niederen Säugern getrennte Sehnen zu den Fingern resp. Zehen (auch zu den von Bardeleben als Praepollex und Postminimus bezeichneten Gliedern). Beide Muskeln sind also ursprünglich oberflächliche Finger- und Zehenbeuger. Man hat somit bei Säugern eigentlich drei Lagen langer Finger- und Zehenbeuger zu unterscheiden.

Die „Fascien" der Hohlhand und der Sohle entstehen durch Reduction und Verschmelzung der Sehnen des Palmaris und Plantaris. Eine Unterbrechung der Plantaris-Sehne durch Anheftung am Calcaneus findet erst secundär statt.

Der Flexor brevis des Fusses entspricht einem Flexor brevis manus, wovon sich, in dichtem Anschluss an die Fascia palmaris bei Säugern noch viele Spuren erhalten haben. Beim Menschen finden sich dieselben nur noch am Daumen und am kleinen Finger.

Der Flexor digitorum (longus) sublimis entspricht, da er wesentlich vom Radius entspringt, dem Flexor digitorum (pedis) longus; letzterer würde deshalb richtiger als Flexor digit. long. tibialis bezeichnet werden. Im Gegensatz dazu steht der M. flexor digit. pedis fibularis, wie man den Flexor „hallucis" longus besser nennen würde. Dieser, der bei den meisten Säugern ebenso zu den anderen Zehen geht, wie dies beim Menschen nur noch für die grosse Zehe gilt, entspricht dem Flexor digitorum (longus) profundus d. h. ulnaris. Der Gastrocnemius entspricht dem M. ulnaris internus.

Die kurzen Fingermuskeln kann man folgendermassen eintheilen:

1) Schicht: Flexores breves superficiales,
2) Schicht: Flexores breves lumbricales,
3) Schicht: Flexores breves medii = Contrahentes, Adductores.
4) Schicht: Flexores breves profundi interni } Interossei.
5) Schicht: Flexores breves profundi externi }

Die letztgenannten Mm. interossei spalten sich ontogenetisch und phylogenetisch in zwei Schichten (Interossei interni und externi).

d) Die Augenmuskeln.

Die Augenmuskeln, deren Ursprung aus den Mesodermsegmenten des Kopfes zum erstenmal von J. W. VAN WIJHE mit voller Sicherheit an Selachierembryonen nachgewiesen worden ist, können erst später, bei der Schilderung des Sehorganes, Berücksichtigung finden.

Viscerale Muskeln.

Die Muskeln des Visceralskeletes (**Kiemen- und Kiefermuskeln**) gehen aus den Seitenplatten hervor (VAN WIJHE)[1]. Auf Grund dieses Ursprungs wird man auch eigenthümliche Verhältnisse der Kopfnerven gegenüber den Rückenmarksnerven erwarten dürfen.

Fische.

Die Visceralmuskulatur der Fische lässt sich unter keinen einheitlichen Gesichtspunkt bringen. Die Cyclostomen[2]) zeigen ihrem eigenthümlichen Kopfskelet (Saugapparat) und Kiemenkorb entsprechend eine besondere Umgestaltung der cranio-visceralen Muskulatur. Bei den Selachiern zerfällt sie in folgende vier Gruppen oder Systeme:

1) Oberflächliche Ringmuskeln,
2) Obere Zwischenbogenmuskeln,
3) Mittlere Beuger der Bögen,
4) Ventrale Längsmuskeln.

Letztere nehmen den drei ersten gegenüber, welche enger zusammengehören, eine selbständigere Stellung ein.

Der oberflächliche, in das Gebiet des Vagus, Glossopharyngeus, Facialis und Trigeminus (Ramus III) fallende Ringmuskel wirkt im Wesentlichen als Constrictor, d. h. er verengert die gesammte Mund- und Kiemenhöhle, schliesst die Kiemenspalten und hebt das gesammte Visceralskelet sammt dem Boden der Mund- und Kiemenhöhle. Dabei zerfällt er in vier Unterportionen.

Die oberen und mittleren Beugemuskeln fallen ihrer Hauptmasse nach in das Gebiet des Vagus und Glossopharyngeus und wirken im Wesentlichen als Adductores arcuum branchialium, d. h. sie nähern die Kiemenbögen einander.

Die in das Gebiet des I. und II. Spinalnerven fallende ventrale Längsmuskulatur ist als die directe Fortsetzung des ventralen Abschnittes der Stammmuskulatur, also des bei Fischen gewissermassen noch latenten Rectussystems aufzufassen. Wie letzteres, so besitzt auch die ventrale Längsmuskulatur Myocommata und erstreckt sich vom vorderen Rande des Schultergürtels bis zum Unterkiefer, beziehungsweise nur bis zum Hyoidbogen (Musc. coracomandibularis und coraco-hyoideus).

---

[1]) Dabei ist aber zu bemerken, dass einige Muskeln des Zungenbein-Kiemenapparates aus den Somiten stammen, dass sie also, worauf ich gleich zu Anfang hingewiesen habe, zu den parietalen Muskeln zu rechnen sind.

[2]) Vgl. den Aufsatz von P. BUJOR im „Verzeichniss wichtiger, auf einzelne Thiere und Thiergruppen sich erstreckender Arbeiten“ etc.

Von diesem nur in seinen Grundzügen skizzirten Verhalten der cranio-visceralen Muskulatur bei Selachiern entfernen sich die Ganoiden und Teleostier nicht unbedeutend, und von einem directen Anschluss an die Selachier kann keine Rede sein. Der Grund der Verschiedenheit liegt in den gänzlich veränderten Skeletverhältnissen, und diese bedingen auch wieder eine scharfe Trennung der Ganoiden und Teleostier von einander. Bei letzteren hat man zu unterscheiden: 1) eine Kiefermuskulatur, 2) Muskeln an den dorsalen und 3) an den ventralen Enden der Visceralbögen.

Der einzige Vertreter des bei Selachiern so reich entwickelten Systems der ventralen Längsmuskeln ist der Sternohoyideus.

Jede der obgenannten drei Gruppen zerfällt wieder in Unterabtheilungen; doch kann auf die oft sehr complicirten Einzelheiten hier nicht näher eingegangen werden.

Von hohem Interesse ist das Visceralmuskelsystem von Polypterus, welcher, wie POLLARD gezeigt hat, in diesem wie auch in anderen Punkten eine Zwischenstellung einnimmt zwischen den Selachiern einer- und den Urodelen andererseits.

Amphibien.

Es ist a priori zu erwarten, dass die Muskulatur des Visceralskeletes bei kiemenathmenden Amphibien reicher entwickelt ist als bei lungenathmenden. Dort werden wir also primitiveren, an niedrigere Formen sich anschliessenden, hier dagegen modificirten resp. reducirten Verhältnissen begegnen.

Zwischen beiden Unterkieferhälften liegt als letzter Rest des Musculus constrictor der Fische ein in das Gebiet des dritten Trigeminusastes und des Facialis fallender, quergefaserter Muskel (M. mylohyoideus). Er steht als Heber des Bodens der Mundhöhle in wichtigen Beziehungen zum Athmungs- und Deglutitionsgeschäft und setzt sich durch die ganze übrige Reihe der Wirbelthiere fort bis zum Menschen hinauf (Fig. 164, 165 *Mh*, *Mh*[1]).

Ueber dem Mylohyoideus, d. h. dorsal von ihm, liegt wieder die mit Myocommata versehene Fortsetzung der Stammmuskulatur, nämlich der Omo-, Sterno- und Geniohyoideus (Fig. 165 *Re*[1], *Gh*). Auch diese Muskeln, welche als Rück- resp. als Vorwärtszieher des Visceralskeletes fungiren, werden vom I. und II. Spinalnerven versorgt.

Im Gegensatz zu den Fischen kommt es bei Amphibien zur Differenzirung einer eigentlichen Zungenmuskulatur, nämlich zu einem Hyoglossus und Genioglossus. Auch diese sind aus dem vordersten Ende der ventralen Stammmuskulatur hervorgegangen zu denken (WIEDERSHEIM) und setzen sich von den Amphibien auf alle übrigen Wirbelthiere fort. Ihr Innervator ist der Hypoglossus resp. der I. Spinalnerv.

Was nun die Muskeln des Zungenbeines und der Kiemenbogen betrifft, so kann man sie bei Perennibranchiaten und Salamanderlarven nach Analogie der Fische in eine ventrale und dorsale Gruppe zerfällen; bei erwachsenen Salamandern und Anuren schwindet letztere, und nur die ventrale persistirt. Bei der Bewegung handelt es sich um eine Hebung und Senkung,

sowie um ein Vor- und Rückwärtsziehen der Branchialbogen. Dazu kommen noch Constrictoren des Pharynx, sowie (bei kiemenathmenden Thieren) Levatoren, Depressoren und Adductoren der Kiemenbüschel (Fig. 164 und 165) (Innervatoren: Vagus und Glossopharyngeus)[1]).

Die Kiefermuskeln zerfallen in einen vom N. facialis versorgten Senker (der hier noch einbäuchige Digastricus s. Biventer mandibulae, Fig. 164 *Dg*) und in mehrere in das Gebiet des III. Trigeminus fallende Heber des Unterkiefers (Masseter, Temporalis und Pterygoideus, Fig. 164 *Ma*, *T*). Alle diese Muskeln, welche sich auf den Adductor mandibulae der Selachier und Ganoiden zurückführen lassen, nehmen ihren Ursprung vom Schädel, und zwar in der Gegend der Gehörkapsel. (Ueber den complicirten Muskelapparat der Anurenlarven vergl. die im Literaturverzeichniss über das Kopfskelet figurirende Arbeit von F. E. Schulze.)

Amnioten.

Mit der Vereinfachung des Visceralskeletes ist bei Amnioten auch eine bedeutende Reduction der zugehörigen Muskulatur eingetreten. Selbstverständlich fehlen sämmtliche auf die Kiemenathmung berechnete Muskeln, und die ventrale Stammmuskulatur wird, wie schon oben erwähnt, in ihrem Lauf nach vorwärts stets durch das Brustbein resp. den Schultergürtel unterbrochen. Gleichwohl aber begegnen wir auch hier am Hals und Boden der Mundhöhle den uns schon von den Amphibien her bekannten Muskeln, also dem Mylohyoideus, Sterno-, Omo- und Geniohyoideus, sowie dem Hyoglossus und Genioglossus. Dazu kommt noch ein M. sterno-thyreoideus und (in dessen Verlängerung gelegen) ein M. thyreo-hyoideus.

Eine neue Erwerbung der Säuger stellen folgende, vom Processus styloideus oder vom Ligamentum stylo-hoyideum entspringenden, zahlreichen Variationen unterworfenen Muskeln dar: Mm. stylo-hyoidei, stylo-glossi und stylo-pharyngei. Sie liegen theils im Facialis-, theils im Glossopharyngeus-Gebiet und wirken als Retractoren der Zunge und Levatoren des Pharynx und Zungenbeines.

Die Kiefermuskeln sind dieselben wie bei den Amphibien, doch unterliegen sie, besonders die Pterygoidei[2]), einer viel schärferen Differenzirung und durchweg einer kräftigeren Ausbildung. (Bei Vögeln und Reptilien kann es noch zu secundären Abspaltungen kommen, wie z. B. beim M. temporalis.)

D. Elektrische Organe.

Elektrische Organe, die wir uns aus Muskelfibrillen entstanden zu denken haben, finden sich bei gewissen Fischen, und zwar am stärksten entwickelt bei einem südamerikanischen Aale (Gymnotus

[1]) Vgl. die Arbeiten von J. G. Fischer und meines Schülers Harris H. Wilder. Erstere findet sich im „Verzeichniss wichtiger, auf einzelne Thiere und Thiergruppen sich erstreckender Arbeiten" etc.

[2]) Ueber die Phylogenie des M. tensor tympani und M. stapedius vgl. das Gehörorgan.

electricus), einem in südlichen Meeren häufig vorkommenden Rochen (Torpedo marmorata) und einem afrikanischen Welse (Malopterurus electricus). Gymnotus, der Zitteraal, besitzt weitaus die stärkste elektrische Kraft; an ihn reiht sich der Zitterwels und an diesen der Zitterrochen. Die elektrischen Batterien dieser drei Fische liegen an verschiedenen Körpertheilen, so bei Torpedo in Form einer breiten, den ganzen Körper durchsetzenden Masse seitlich am Kopf zwischen den Kiemensäcken und dem Propterygium (Fig. 166 *E*), bei Gymnotus in der ventralen Hälfte des ungeheuer langen Schwanzes (Fig. 167, 168 *E*), also an der Stelle, wo man sonst die ventrale Hälfte des grossen Seitenrumpfmuskels zu finden gewohnt ist.

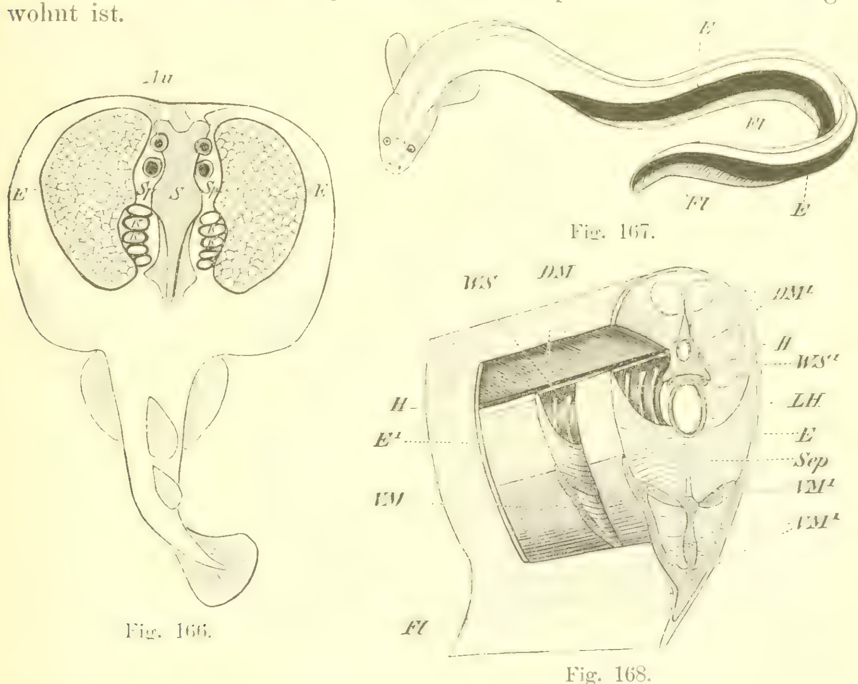


Fig. 166. Torpedo marmorata, das elektrische Organ (*E*) freigelegt. *S* Schädel, *Sp* Spritzloch, *KK* Kiemen, *Au* Auge.

Fig. 167. Das elektrische Organ von Gymnotus electricus in seiner ganzen Ausdehnung.

Fig. 168. Dasselbe im Querschnitt. *H* äussere Haut, *Fl* Flosse, *DM*, *DM*¹ dorsale, theilweise im Quer-, theilweise im Längsschnitt sichtbare dorsale Hälfte des grossen Seitenrumpfmuskels, *VM*, *VM*¹ ebenso der ventralen Hälfte desselben. *E* das elektrische Organ im Querschnitt (*E*) und von der Seite (*E*¹), *WS*, *WS*¹ Wirbelsäule von der Seite mit den austretenden Spinalnerven und im Querschnitt, *LH* letztes Ende der Leibeshöhle, *Sep* sagittales, fibröses Septum, welches das elektrische Organ und die ventrale Rumpfmuskulatur in zwei gleiche Hälften scheidet.

Bei Malopterurus, welcher sich schon auf altägyptischen Wandgemälden dargestellt findet[1]), trifft man die Organe[2]) fast in der ganzen

[1]) Treffend charakterisirte auch der arabische Arzt Abd-Allatif aus Bagdad (12. Jahrh.) die elektrische Wirkung des Malopterurus.

[2]) Sie bestehen, makroskopisch betrachtet, aus einer sulzigen, durchscheinenden

Circumferenz des Leibes, wo sie zwischen Haut und Muskulatur, namentlich an den Seiten, stark entwickelt sind und den ganzen Fisch mantelartig umhüllen. Auf dem Scheitel reichen sie bis zur Querebene der Augen nach vorne, ebenso dringen sie ventralwärts in starker Verschmälerung weit nach vorne; links und rechts dagegen entsteht eine beträchtliche Lücke durch die Einlagerung der Kiemenhöhle und der spaltförmigen Oeffnung vor den Brustflossen.

Viel schwächere Schläge ertheilen jene Fische, die man früher (du Boys-Reymond) als „pseudoelektrische" bezeichnete, deren elektrische Kraft aber jetzt durch Experimente positiv nachgewiesen ist. Aus diesem Grunde erscheint es treffender, dieselben als schwach elektrische zu bezeichnen. Dahin gehören nach Abzug von Torpedo die übrigen Rochen, die verschiedenen Mormyrus-Arten und endlich Gymnarchus[1]). Bei allen diesen liegen die elektrischen Organe auf beiden Seiten des Schwanzendes, und zwar derart angeordnet, dass sich die metamere Schichtung der weiter nach vorne liegenden Muskelsegmente direct auf sie fortsetzt, wodurch z. B. bei den Mormyriden jederseits eine obere und eine untere Reihe von elektrischen Organen existirt.

Die elektrischen Apparate aller genannten Fische fallen in genetischer wie anatomischer Beziehung unter einen einheitlichen Gesichtspunkt. Alle sind als umgewandelte Muskelfasern (Kernwucherungsprocess embryonaler Muskelbündel mit Quellung der umgewandelten Muskelsubstanz) und die dazu gehörigen Nerven als Homologa der motorischen Endplatten, wie wir sie sonst bei den Muskeln zu finden gewohnt sind, aufzufassen. Damit ist auch ihre Einreihung in das Capitel über das Muskelsystem hinlänglich motivirt[2]).

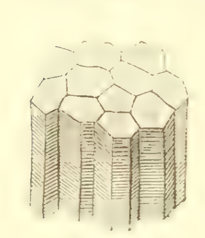


Fig. 169. Elektrische Säulen von Torpedo marmorata. (Halbschematisch.)

Was den feinen Bau der elektrischen Organe anbelangt, so begegnen wir im Wesentlichen überall denselben Einrichtungen. Das Gerüste wird gebildet aus fibrösem Gewebe, welches, theils in der Längs-, theils in der Querachse des Organs verlaufend, zu einem Fachwerk angeordnet ist, an dem wir Tausende von polygonalen oder auch mehr abgerundeten

Masse von gelblich grauer Farbe, welche untrennbar mit der oberflächlichen Hautschicht verbunden ist, während sie den tieferen Theilen nur sehr lose aufliegt und von denselben durch eine aponeurotische Platte abgeschlossen wird. Unter letzterer folgt noch eine lockere Bindegewebe- und Fettschicht, und erst unter dieser liegt die Muskulatur.

Bei jungen Exemplaren stellt das ganze elektrische Organ eine einheitliche Masse dar, bei älteren Thieren aber wird dasselbe durch ein von der dorsalen und ventralen Mittellinie einwachsendes, bindegewebiges Septum in zwei gleiche Hälften getheilt und zeigt dadurch einen bilateral-symmetrischen Charakter. Dieser spricht sich auch durch die Art der Innervation aus. — Das Gewicht des ganzen elektrischen Organes beträgt etwas mehr als ein Drittel des gesammten Körpergewichtes (G. Fritsch).

[1]) Nach G. Fritsch stehen die elektrischen Organe des Gymnarchus histologisch noch niedriger, als die des Genus Raja, und sie sind wahrscheinlich keiner willkürlichen Entladungen fähig; ja vielleicht handelt es sich nur um Wundernetze und um gar keine elektrischen Organe.

[2]) Dieser Auffassung steht eine andere von G. Fritsch schroff gegenüber. Danach würden die elektrischen Organe von Malopterurus nicht aus Muskelgewebe, sondern aus umgewandelten Drüsenelementen hervorgehen und dem Hautsystem angehören.

Kammern oder Kästchen unterscheiden[1]). Indem sich letztere, sei es in der Längsachse des Körpers (Gymnotus, Malopterurus) oder in dorso-ventraler Richtung (Torpedo) an einander reihen, entstehen förmliche prismatische Säulen, wie dies aus Fig. 169 zu ersehen ist (vergl. später die Stromrichtung).

In dem zwischen den Kästchen resp. Säulen liegenden Bindegewebe verlaufen zahlreiche Gefässe und Nerven, welch letztere in ausserordentlich dicke Scheiden eingeschlossen sind und je nach der Art des Fisches den allerverschiedensten Ursprung haben. So entspringen sie bei Torpedo, wo es sich bei der Anlage des elektrischen Organes wahrscheinlich um Umwandlung eines Theiles des grossen Kiefermuskels (Adductor) und des M. constrictor communis des Kiemenkorbes handelt, zu vieren aus dem in der Gegend des Nachhirns liegenden Lobus electricus, d. h. aus Centren des Rückenmarkes, welche (motorischen) Vaguskernen homolog erachtet werden müssen; auch der Trigeminus kommt in Betracht; bei sämmtlichen schwach-elektrischen Fischen, ebenso auch bei Gymnotus, wo über 200 Nerven zum elektrischen Organ treten, stammen sie vom Rückenmark, und höchst wahrscheinlich stehen sie zu den bei letzterem Fisch besonders stark entwickelten Vorderhörnern des Rückenmarks in nächster Beziehung. Sehr merkwürdig ist, dass die elektrischen Nerven des Zitterwelses jederseits von einer monströsen, in der Nähe des zweiten Cervicalnerven gelegenen, linsenförmigen Ganglienzelle des Rückenmarkes entspringen, die sich zwischen der Aussenfläche der Rumpfmuskulatur und dem überliegenden elektrischen Organ, beziehungsweise dessen fibröser und fettiger Unterlage, bis gegen das Schwanzende des Thieres in eine enorme, immerwährend sich theilende und während ihres Laufes allmählich um das 34600fache ihres Ursprungs an Masse gewinnende Nervenprimitivfaser fortsetzt. Letztere ist von einer dicken Scheide umgeben, welche etwa hundertmal stärker ist, als jene[2]).

Erkundigen wir uns nun nach dem feineren histologischen Verhalten der peripheren Nervenenden, so werden wir dadurch zugleich auch auf die Definition jener Gebilde geführt, die man als elektrische oder als Endplatten zu bezeichnen pflegt.

Ich kann summarisch verfahren, indem alle elektrischen Fische principiell hierin miteinander übereinstimmen.

Nachdem der im Kästchenseptum verlaufende Nerv unter immer zunehmender Verjüngung seine dicke Nervenscheide nach und nach verloren und er allmählich aufgehört hat, doppelt contourirt zu sein, schwillt er plötzlich keulenförmig an und zerfällt darauf in eine Unzahl von Primitivfasern, die sich baumartig feiner und feiner verästeln, ohne jedoch unter einander geschlossene Maschen zu bilden, sodass man von keinem eigentlichen Nervennetz sprechen kann. Bei Tor-

[1]) Bei Raja radiata handelt es sich um kelchförmige Organe (Ewart).

[2]) Beide Ganglienzellen sind von einem reichen Netzwerk von Protoplasmafortsätzen umgeben und stehen in querer Richtung durch ein die Mittellinie des Rückenmarkes überschreitendes mächtiges System von Commissurenfasern mit einander in Verbindung. In demselben Niveau, in welchem die betreffende Nervenfaser nach hinten verläuft, liegt auch der Nervus lateralis Vagi, und G. Fritsch ist der Meinung, dass die dem letztgenannten Vaguszweig bei Malopterurus fehlenden (bei dem gemeinen Wels zur Schultergegend, Brustflosse und Bauchhaut sich begebenden) Seitenäste in der elektrischen Faser ihre Homologa besitzen. Es würde sich also um einen Functionswechsel handeln.

pedo erfolgt die letzte Nervenausbreitung an der ventralen Seite jenes Gebildes, das man als elektrische Platte bezeichnet (Fig. 170 *EP*), bei Gymnotus dagegen auf dessen hinterer, dem Schwanz zugekehrten Fläche. Mei Malopterurus endlich tritt der Nerv, wie bei Gymnotus, auch von hinten an die elektrische Platte heran, macht an ihr aber nicht Halt, sondern perforirt sie, um sich auf ihrer vorderen, dem Kopf zugekehrten Fläche zu verbreiten[1]). Man muss diese Differenz wegen der später zu besprechenden Richtung der elektrischen Schläge wohl im Auge behalten.

Die elektrische Platte stellt eine homogene, in frischem Zustande transparente Scheibe dar, die von einer besonderen cuticularen Membran umgeben ist und in deren Innerem sich sternartige Zellen[2]) mit langen Fortsätzen finden. Ihre beiden Flächen (Fig. 170 *EP*) zeigen unregelmässige Erhabenheiten, die durch seichtere oder tiefere Einschnitte von einander getrennt sind und so dem Ganzen ein gelapptes Aussehen verleihen[3]).

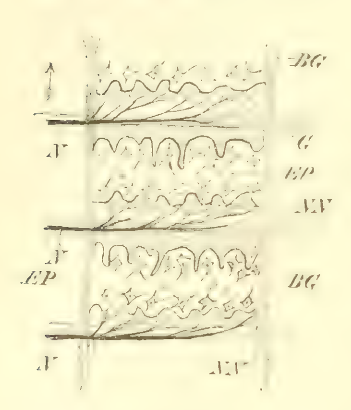


Fig. 170. Schnitt durch die elektrischen Kästchen. Starke Vergrösserung, halbschematisch. *BG* Bindegewebiges Gerüste (Kästchenwände), *EP* elektrische Platten, *N* Nerv, im Begriff, in die Septa der Kästchen einzutreten, *NN* letzte Endfasern des eingetretenen Nerven an der hinteren, beziehungsweise unteren Fläche je eines Kästchens, *G* Gallertgewebe; der Pfeil zeigt die Richtung gegen den Kopf, resp. gegen die Dorsalseite des Thieres an.

Diese aus umgewandelter Muskelsubstanz hervorgegangene Scheibe ist mit der anliegenden Nervenplatte untrennbar fest verwachsen und besteht insofern eigentlich aus zweierlei Gewebselementen. Das Kästchen wird durch die elektrische Platte nicht ganz ausgefüllt, sondern stets bleibt an ihrer oberen (Torpedo) resp. vorderen (Gymnotus, Malopterurus) Fläche und der nächsten Kästchenwand ein Raum übrig, der von Gallertgewebe, oder da und dort auch nur von Flüssig-

[1]) Babuchin, der Malopterurus in frischem Zustande zu untersuchen Gelegenheit hatte, bestreitet die Durchbohrung der Platte durch den Nerv aufs Entschiedenste; ob mit Recht, müssen neuere Untersuchungen lehren.

Nach G. Fritsch kommt es bei Malopterurus erst bei älteren Thieren zu einer Abkammerung des elektrischen Organes durch bindegewebige Scheidewände. Bei einem Exemplar des Malopterurus vermochte Fritsch die Gesammtsumme der elektrischen Scheiben annähernd auf 2171252 zu bestimmen. In einer Reihe hintereinander, vom Kopf bis zum Schwanzende, lagen etwa 1600, in einem Querschnitt aus der Organdicke rund 3000, bei einem mittelgrossen Tier enthält ein Cubikcentimeter Organ etwa 14000.

Die Summe der Platten eines elektrischen Organes beträgt bei Torpedo marmorata etwa 180000, bei T. ocellata etwa 165000.

[2]) In frischem Zustand sollen diese Zellen bei Malopterurus rundlich-oval sein und eine abgeplattete Gestalt besitzen (G. Fritsch). Nach demselben Autor wären die elektrischen Scheiben von Malopterurus als „elektrische Riesenzellen“ aufzufassen, welche sehr wahrscheinlich von embryonalen „drüsigen“ Zellkörpern der Haut herzuleiten seien.

[3]) Die Substanz der Randzone der elektrischen Platten von Malopterurus ist nach aussen zu in „geperlte Stäbchen“ differenzirt, zwischen denen feine Porencanäle übrig bleiben. An ihrer caudalen Fläche trägt jede Platte eine zartgestreifte, stielförmige Verlängerung, und diese verschmilzt mit dem herantretenden Nerven unter Aufquellung des Achsencylinders so vollständig, dass fernerhin keine Grenze festzustellen ist (G. Fritsch).

keit erfüllt ist (Fig. 170 *G*). Die Seite der elektrischen Platte, an welcher sich die Nervenendausbreitung findet, ist im Moment des Schlages elektronegativ, die entgegengesetzte elektropositiv, und es ist deshalb bei der entgegengesetzten Anordnung der Theile bei Gymnotus und Malopterurus erklärlich, dass der elektrische Schlag bei diesen Fischen nicht in derselben, sondern in verschiedenen Richtungen erfolgen muss; so bei Malopterurus vom Kopf gegen den Schwanz, bei Gymnotus aber in umgekehrter Richtung. Bei Torpedo geht der Schlag von unten nach oben.

Experimente haben gelehrt, dass alle elektrischen Fische gegen elektrische Ströme immun sind; doch hat dies seine Beschränkung, indem frei präparirte Muskeln und Muskelnerven, sowie die elektrischen Nerven selbst durch den Strom erregbar sind. „Die höchste und letzte Frage in Betreff der Zitterfische ist natürlich die nach dem Mechanismus, wodurch die elektrischen Platten vorübergehend in Spannung gerathen. Die Beantwortung dieser Frage, obschon vermuthlich nicht so schwierig, wie die der Frage nach dem Mechanismus der Muskelverkürzung, ist doch noch im weiten Felde" (du Bois-Reymond). Das Einzige, was man mit Sicherheit behaupten kann, ist das, dass sie unter dem Einfluss des Willens elektromotorisch werden.

E. Nervensystem.

Das Nervensystem entsteht, wie bereits in der entwicklungsgeschichtlichen Einleitung mitgetheilt wurde, aus dem Ektoderm („Sinnesblatt"). Bei der ersten Anlage handelt es sich um Differenzirung von Nervenzellen (Ganglienzellen)[1], aus welchen später Fasern, als leitende Bahnen, auswachsen. Dieselben treten in zweierlei Formen auf, die man als markhaltige und marklose bezeichnet. Beide sind jedoch keineswegs als örtlich und genetisch scharf getrennte Gebilde zu betrachten; es kommt vielmehr sehr häufig vor, dass ein und dieselbe Faser in einer gewissen Strecke ihres Verlaufes markhaltig, in einer anderen aber marklos ist.

Beide Arten von Fasern besitzen als wichtigsten Theil einen in ihrer Achse verlaufenden Faden, den sogenannten Achsencylinder. Während dieser bei den markhaltigen Fasern von einer, aus stark lichtbrechender fettartiger Masse, dem Myelin, bestehender Substanz, dem sogenannten Mark, sowie von einer structurlosen Scheide (Schwann'schen Scheide) umhüllt wird, besitzen die marklosen (blassen) Nervenfasern nur eine, die Schwann'sche Scheide, als einzige Aussenhülle.

Ein gewisser Theil des in den Bereich der Anlage des Nervensystems fallenden ektodermalen Gewebes wird nicht in Nervensubstanz, sondern in eine Stütz-, Kitt- bezw. Isolationsmasse („Hornspongiosa") verwandelt, welche in jenem Abschnitt, welchen man als das centrale Centralnervensystem bezeichnet, eine grosse Rolle spielt. Als secundäre Hüllmasse mesodermaler Natur tritt dann noch Bindegewebe[2]) in den verschiedensten Modificationen

---

[1]) Die Entwicklung der Nervenzellen des Gehirns erfolgt früher als diejenige des Rückenmarks.

[2]) Auch Pigmentgewebe kann in Betracht kommen.

hinzu; auch Blutgefässe sowie das Lymphsystem spielen, zumal beim Centralorgan, eine bedeutende Rolle; die peripheren Bahnen sind verhältnissmässig nur spärlich mit Blut versorgt.

Aus dem Vorstehenden erhellt, dass das Nervensystem in ausgebildetem Zustande in verschiedene Abschnitte zerfällt. Diese bezeichnet man als das **centrale** und **periphere Nervensystem**. Zu letzterem ist auch das sympathische System zu rechnen.

Das erstere, unter welchem wir das **Gehirn** und **Rückenmark** begreifen, entsteht direct aus dem Ektoderm, während die peripheren Nerven mit ihren Ganglien sich erst später anlegen.

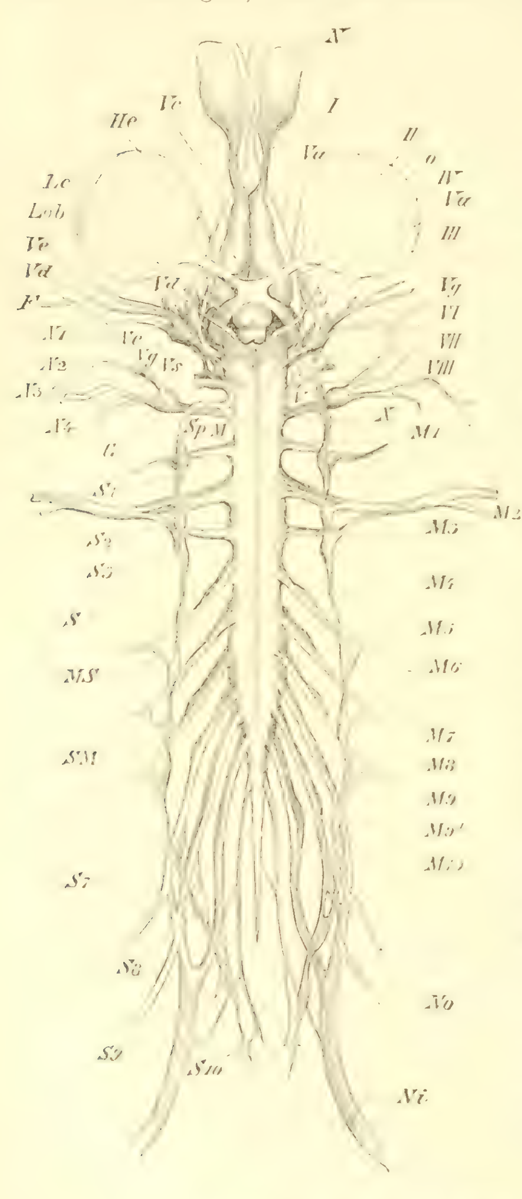


Fig. 171. Das gesammte Nervensystem des Frosches nach A. Ecker. *He* Grosshirnhemisphären (Vorderhirn). *Lob* Lobi optici (Mittelhirn), *Lc* Tractus opticus, *M* Rückenmark, M^1—M^{10} Rückenmarksnerven, welche bei *SM* schlingenartige Verbindungen mit den Ganglien (S—S^{10}) des Sympathicus *S* eingehen, *No* Nervus obturatorius, *Ni* Nervus ischiadicus, *I*—*X* erstes bis zehntes Hirnnervenpaar (die Namen sind aus dem Text zu entnehmen), *G* Ganglion N. vagi, *Vg* Ganglion Gasseri, *o* Bulbus oculi, *N* Nasensack, *Va*—*Ve* die verschiedenen Aeste des Trigeminus, *F* N. facialis, *Vs* Verbindung des Sympathicus mit dem Ganglion Gasseri, X^1– X^4 die verschiedenen Aeste des Vagus. Einzelne Fasern des Sympathicus sollten den Vagus in peripherer Richtung begleiten.

I. Das centrale Nervensystem.

Das centrale Nervensystem erscheint bei Wirbelthieren in seiner ersten Anlage als eine dorsal von der Rückenseite, in der Körperlängsachse gelagerte Rinne, die man als **Medullar-Rinne** bezeichnet. Von der Hautoberfläche her sich einsenkend, besteht sie, wie diese, ursprünglich nur aus epithelialen Zellen; erst später, nachdem

sich die Rinne, mit ihren Rändern dorsalwärts verwachsend, zur **Medullar-Röhre** geschlossen hat, kommt es zur Ausbildung von Fasern und dadurch zur physiologischen Leitung in centripetaler (sensible Bahnen) und centrifugaler (motorische Bahnen) Richtung.

Bezüglich der hierbei sich abspielenden Bildungsvorgänge will ich auf Grund der Untersuchungen Golgis', Ramon-y-Cajals, Kölliker's, His' und Lenhosséks Folgendes hervorheben.

Aus den innersten Schichten des Medullarrohres, wo es sich um ein durch zahlreiche Mitosen charakterisirtes Keimlager handelt, gehen ursprünglich rundliche Zellen hervor, welche His als **Neuroblasten** bezeichnet. Diese sind einer activen Wanderung fähig, und indem sie secundär in die äusseren Schichten der Wand übertreten, wachsen sie an ihrer peripheren Seite in einen kegelförmigen Fortsatz aus, der allmählich zu einem zart gestriemten (fibrillären) Faden auswächst. Dieses Auswachsen in eine eigentliche Faser geschieht auf Kosten des Protoplasmamantels der Zelle, welcher in Folge dessen successive an Volum verliert, d. h. verbraucht wird. Mit anderen Worten: der Protoplasmamantel bildet sich allmählich — und zwar ohne dass die Masse des Kerns dabei mit verbraucht wird — in den sogenannten **Achsencylinder** um. Dieser stellt das leitende Element aller Nervenfasern dar. — Ein Theil der Achsencylinder tritt in die vorderen (motorischen) Nervenwurzeln, ein anderer in die sog. vordere Commissur und in die Längsstränge des Rückenmarkes. Die vorderen Wurzeln der Medulla spinalis wachsen also direct aus dem Rückenmark hervor und unterscheiden sich durch diese Art ihrer Entwicklung scharf von den hinteren (sensiblen) Rückenmarkswurzeln, welche als Abkömmlinge der sogenannten Spinalganglien zu betrachten sind. Darunter versteht man eine bilateral-symmetrische, der Wirbelzahl entsprechende Kette von knotenförmigen Bildungen (Ganglia) aus nervöser Substanz, welche rechts und links vom Rückenmark aufgereiht liegen. Die Zellen der Spinalganglien sind ektodermalen Ursprungs und stammen aus dem Grenzgebiet zwischen Medullarplatte und Hornblatt. An dieser Stelle bildet sich eine einspringende, keilförmige Leiste, welche mit der Aussenfläche des Medullarrohres vielfach zusammenhängt. Später grenzen sich die Ganglienzellen ab, das Medullarrohr schliesst sich und erscheint vom Hornblatt abgeschnürt.

Die Zellen der Spinalganglien nehmen schon in früher embryonaler Zeit Spindelform an, werden bipolar und verlängern sich in zwei Nervenfortsätze, wovon der eine centralwärts in das Rückenmark einwächst, während der andere peripheriewärts aussprosst. Später rücken die Ursprungsschenkel beider Fortsätze zusammen, woraus dann Y- oder T-förmige Fasern entstehen. Die centralen Fortsätze treten ins Markrohr hinein und verlaufen hier cranial- und caudalwärts, wie dies auf Fig. 172 B veranschaulicht ist.

Am Rückenmark bilden diese Bündel den primären Hinterstrang, am Gehirn entstehen daraus die sogenannten aufsteigenden Wurzeln (aufsteigende Wurzeln des Trigeminus, des Glossopharyngeus und Vagus; letztere beide vereinigt im „Tractus solitarius").

Wie man sieht, handelt es sich also bezüglich der Zellen der Centralorgane je nur um einen, bei den Spinalganglien dagegen um je zwei

Fortsätze, die sich in der Folge zu einer einzigen Faser verbinden (scheinbar unipolarer Charakter der betr. Nervenzelle).

Die Nervenfortsätze geben innerhalb der Centralorgane feine Nebenausläufer ab (I. Typus), oder löst sich der betreffende Nervenfortsatz völlig in feine Endzweige auf (II. Typus).

Erst später erscheinen an den Nervenzellen jene Ausläufer, die man als **Protoplasma-** oder als **Dendriten-Fortsätze** bezeichnet. Sie wurden früher (GOLGI) als ernährende, den Stoffwechsel der Zelle vermittelnde Gebilde betrachtet, neuere Arbeiten jedoch stellen es ausser allen Zweifel, dass auch die Protoplasmafortsätze die Rolle von leitenden, nervösen Apparaten übernehmen [1]). — Eine directe Verbindung der Fortsätze einzelner Zellen untereinander ist nirgends nachgewiesen, stets handelt es sich nur um appositionelle Verhältnisse der allerinnigsten Art („Nervenfilz").

Schon vor dem Beginn jenes Bildungsprocesses specifischer Elemente entwickeln sich andere (epitheliale) Zellen („**Spongioblasten**", HIS) des Markrohrs zu einem verzweigten Stützgerüst, dessen radiär gestellte Stützfasern, zwischen welchen die Zellen des „Keimlagers", d. h. die Neuroblasten, liegen, sich säulenartig in die den Centralcanal begrenzende und unter denselben genetischen Gesichtspunkt fallende Membrana limitans einfügen, während seitliche und periphere Ausläufer derselben ein unendlich vielfach verzweigtes Netzwerk erzeugen. Letzteres besitzt gegen den Centralcanal stets weitere, peripheriewärts dagegen stets engere Maschen.

Frühe schon lässt sich der vordere, kopfwärts schauende Abschnitt des Medullarrohres durch seine stärkere Ausdehnung als Gehirnanlage, der hintere, ungleich längere und schlankere Abschnitt, der anfangs mit dem Schwanzdarm durch den Ductus neuroentericus in offener Verbindung steht, als späteres Rückenmark unterscheiden [2]). Beide entstehen also aus einer und derselben einheitlichen Grundanlage und schliessen einen von Flimmerepithel ausgekleideten Canal ein, den man im Rückenmark als **Canalis centralis**, im Gehirn als **Ventrikelraum** bezeichnet. Anfangs sehr weit, erfahren beide, zumal der erstere, eine um so grössere Beschränkung, je mehr sich die Wandungen verdicken.

Die von mehreren Autoren (BISCHOFF, DURSY, V. KUPFFER, MC CLURE u. A.) an den Embryonen von Selachiern, Teleostiern, Salamandern, Anolis, Lacerta, vom Hühnchen und von zahlreichen Säugern (incl. Mensch) nachgewiesene Segmentation der Medallarröhre in der spinalen und cerebralen Region ist nicht im Sinne einer primären Metamerie zu deuten, sondern beruht, wie FRORIEP und ich übereinstimmend nachgewiesen haben, auf gewissen mechanischen Einflüssen der in nächster Nähe erfolgenden Somitenanlagen. Das Gehirn- und Rückenmarksrohr stellt in seiner ersten Genese ein durchaus einheitliches

[1]) KÖLLIKER hat noch weiter nachgewiesen, dass nervöse Uebertragungen auch direct von Fasern auf Fasern erfolgen können, und dass deren Zustandekommen nicht nothwendig eine Einwirkung von Zellen auf Fasern oder von Fasern auf Zellen voraussetzt (vgl. KÖLLIKER, Ueber den feineren Bau des Bulbus olfactorius, Sitz.-Ber. d. Würzb. Physical.-Medicin. Gesellsch. 1892).

[2]) Ein endgiltiges Urtheil ist übrigens, namentlich im Hinblick auf die KUPFFER'schen Untersuchungen an Ammocoetes vor der Hand noch nicht möglich. Von den Hüllmassen (Dura mater, Pia mater und Arachnoidea) des Rückenmarks wird beim Gehirn die Rede sein.

Gebilde dar, welches erst mit der Anlage der Spinalganglien und Nervenwurzeln einen segmentalen Charakter gewinnt. Dies ist ausdrücklich zu betonen.

1. Das Rückenmark (Medulla spinalis).

Während das Rückenmark [1]) anfangs von gleichmässiger Dicke ist, treten an ihm bei fortschreitender Entwicklung in der Regel an ganz bestimmten Regionen Anschwellungen auf. Dies gilt für die Arm- und Lendengegend, d. h. für jene Stellen, wo es sich um Aussendung stärkerer, für die Gliedmassen bestimmter Nerven handelt.

Ursprünglich in gleicher Länge, wie das Wirbelrohr sich anlegend (Fig. 172 *A*), bleibt das Rückenmark später häufig im Wachsthum hinter jenem zurück und erscheint dann wesentlich kürzer. In diesem Falle (Primaten, Chiropteren, Insectivoren, anure Batrachier) strahlt es an seinem Ende in ein Nervenbüschel, die sogen. Cauda equina [2]) (Fig. 172 A), auseinander; diese liegt noch innerhalb des Wirbelcanales und lässt die Sacralnerven aus sich hervorgehen. Gleichwohl erstreckt sich auch unter solchen Verhältnissen noch eine axiale Verlängerung der Medulla weit nach hinten, allein dieselbe ist auf einen dünnen, fadenartigen Anhang reducirt (Filum terminale).

Der bilateral-symmetrische Bau des Rückenmarkes spricht sich in einer an seiner Dorsal- und Ventralseite verlaufenden Längsfurche aus, und denkt man sich die Austrittsstellen der dorsalen (sensiblen) und der ventralen (motorischen) Nervenwurzeln je untereinander durch eine Längslinie verbunden, so lässt sich jede Rückenmarkshälfte in drei Stränge, nämlich in einen unteren (ventralen), seitlichen (lateralen) und oberen (dorsalen) zerfällen. Die menschliche Anatomie gebraucht hiefür die Bezeichnungen **Vorder-**, **Seiten-** und **Hinterstränge**.

Gegen das Gehirn hin geht das Rückenmark in die sog. **Medulla oblongata** über.

Was den feineren Bau betrifft, so handelt es sich im Rückenmark stets um zwei nervöse Substanzen, um eine nur aus Fasern bestehende weisse und um eine vorzugsweise aus multipolaren Ganglienzellen zusammengesetzte graue [3]). Beide zeigen in ihren gegenseitigen Lagebeziehungen bei verschiedenen Thiergruppen, wie

---

[1]) Bei Cyclostomen, Teleostiern und Knochenganoiden handelt es sich um eine compacte Anlage des Centralnervensystems und um eine erst secundär erfolgende Höhlung desselben. Wenn auch darin kein principieller Unterschied zu sehen ist, so ist die Thatsache doch sehr bemerkenswerth.

[2]) Bei Vögeln kann man von keiner Cauda equina sprechen, da die austretenden Nerven den Canal sofort verlassen. Im Bereich der Lendenanschwellung weichen die später zu erwähnenden Hinterstränge weit auseinander, wodurch ein Sinus rhomboidalis sacralis erzeugt wird. Ein Filum terminale fehlt ganz oder ist doch nur in sehr beschränktem Masse vorhanden.

[3]) Bei Teleostiern zeigen sich bezüglich der Vertheilung der grauen und weissen Substanz sehr wechselnde Verhältnisse, und nirgends tritt eine so scharfe Sonderung beider auf, wie dies von den Selachiern aufwärts bei den Wirbelthieren vorkommt. Bei den Plectognathen wird sie sogar ganz vermisst, und die Längsfasern sind hier zerstreut im gesammten Rückenmark angeordnet. Ganglienzellen von ansehnlicher Grösse kommen nur im Bezirk des Ursprungs der unteren (vorderen) Spinalnerven vor, also an Stellen, welche den Vorderhörnern höherer Vertebraten entsprechen.

auch nach verschiedenen Regionen des Rückenmarkes, ein sehr wechselndes Verhalten, doch nimmt die weisse Substanz in der Regel eine mehr periphere, die graue dagegen eine mehr centrale Lage

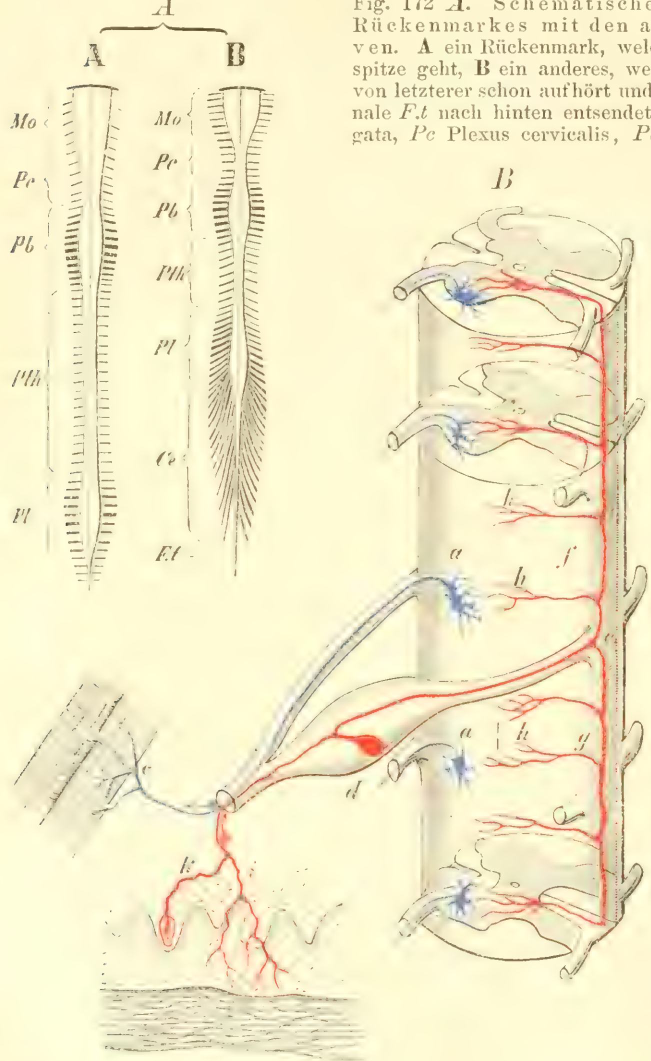


Fig. 172 *A*. Schematische Darstellung des Rückenmarkes mit den austretenden Nerven. **A** ein Rückenmark, welches bis zur Schwanzspitze geht, **B** ein anderes, welches weit nach vorne von letzterer schon aufhört und nur das Filum terminale *F.t* nach hinten entsendet. *Mo* Medulla oblongata, *Pc* Plexus cervicalis, *Pb* Pl. brachialis, *Pth* Nervi thoracici, *Pl* Pl. lumbo-sacralis, *Cc* Cauda equina.
B Schematische Darstellung des Ursprungs, Verlaufs und der Endigung der motorischen und sensibeln Fasern, sowie der Beziehungen der sensibeln Collateralen zu den Ursprungsstellen der vorderen Wurzeln. Nach M. v. Lenhossék. Das Rückenmark ist durchsichtig dargestellt. Aus den motorischen Vorderhornzellen (*a*) entspringen die Fasern der vorderen Wurzel (*b*), deren Endigung an den quergestreiften Muskelfasern in Form kleiner Endbäumchen (*c*) dargestellt ist. In dem im Verhältniss zum Rückenmark sehr stark vergrösserten Spinalganglion (*d*) ist nur eine einzige Unipolarzelle wiedergegeben, deren centraler Fortsatz als Hinterwurzelfaser in das Mark eindringt, sich bei *e* gablig in die aufsteigende (*f*) und absteigende (*g*) Stammfaser theilt, die oben und unten, nach Einbiegung in die graue Substanz, frei endigt und unterwegs mehrere Collateralen (*h*) abgiebt. Der periphere Fortsatz der Spinalganglienzelle strebt als peripherische sensible Faser zur Haut, wo seine Endigung theils als nackte Endarborisation in der Epidermis (*i*), theils als Aufknäuelung in einem Meissner'schen Körperchen (*k*) zur Ansicht gebracht ist.

ein. Häufig lassen sich an der grauen Substanz auf dem Querschnitt ein Paar vorderer und ein Paar hinterer, in die weisse Substanz einragender Fortsätze, die man als Vorder- und Hinterhörner bezeichnet, unterscheiden.

Bei Amphioxus ist das Rückenmark von ganz geradlinigen Seitenrändern begrenzt und lässt die sensiblen und motorischen Nervenwurzeln nahezu unter rechtem Winkel alternirend von sich entspringen. Die sensiblen Wurzeln sind schmäler und spalten sich bald nach ihrem Ursprung in einen stärkeren nach vorwärts, und einen schwächern nach hinten ziehenden Ast. Die motorischen sind nicht zu Strängen vereinigt, sondern treten als breites, plattes, horizontales Band aus, welches sich fächerartig theilt.

Zwischen den motorischen und sensiblen Wurzeln giebt es keine Commissuren, und keine Spur von Spinalganglien lässt sich nachweisen.

Neben feinen Fasern und kleineren Zellen besitzt das Rückenmark des Amphioxus auch noch sogenannte Colossalfasern und Colossalzellen, welche von Rode und Retzius eine sehr eingehende Beschreibung erfahren haben. Bezüglich der feineren Structurverhältnisse ist auf die Arbeiten der eben genannten Forscher zu verweisen.

Ammocoetes besitzt ein im Querschnitt rundlich erscheinendes, Petromyzon ein plattes, bandartiges Rückenmark; bei allen Vertebraten stellt das Rückenmark einen annähernd cylindrischen, da und dort (bei Chimären, Dipnoërn, manchen Amphibien und Reptilien) mehr oder weniger abgeplatteten Strang dar.

Was die Säugethiere betrifft, so erheischt hier nächst dem Rückenmark des Menschen dasjenige der Anthropoiden das grösste Interesse, und es lässt sich nach den Untersuchungen Waldeyer's Folgendes darüber aussagen:

Vor Allem fällt die, namentlich auf dem Querschnitt deutlich hervortretende geringere Grösse des Gorilla-Rückenmarkes gegenüber dem eines gleichalterigen Menschen ins Auge. Der Unterschied beruht darauf, dass das Rückenmark in seiner Entwicklung mehr vom Gehirn als von der übrigen Körpermasse abhängig ist.

Im Uebrigen existiren, was die mit freiem Auge wahrnehmbaren Verhältnisse anbelangt, keine nennenswerthen Besonderheiten beim Gorilla; dabei ist aber wohl zu beachten, dass Gorilla wie Chimpanse entsprechend der Zahl der betreffenden Wirbel, 8 Hals-, 13 Brust-, 4 Lenden-, 5 Kreuz- und 2 Steissnerven besitzen. Ausdrücklich ist zu bemerken, dass das Rückenmark des Gorilla auch in seinem feineren Bau dem des Menschen ähnlicher ist, als dasjenige irgend eines anderen Thieres, ja sogar als dasjenige des Chimpanse, der im Uebrigen in seinem Rückenmark viele Aehnlichkeiten mit dem Gorilla aufweist.

Bezüglich des Faserverlaufes lässt sich unter Zugrundelegung der Verhältnisse bei den Säugern nach dem Vorgang von Kölliker[1]) folgendes Bild davon entwerfen:

Die longitudinalen Elemente der Rückenmarksstränge zeigen in der Medulla oblongata ein doppeltes Verhalten, indem die einen hier ihr Ende erreichen, die anderen zu höheren Hirntheilen weiterziehen. Zu den letzteren Elementen gehören:

a) Die Pyramidenbahnen[2]), die durch das ganze verlängerte Mark, die Brücke und die Hirnstiele zur inneren Kapsel und den Hemisphären des Grosshirns laufen;

[1]) A. Kölliker, Anatom. Anz. VI. Jahrg. 1891.

[2]) Von M. v. Lenhossék angestellte Untersuchungen an der Maus, dem Meerschweinchen, Kaninchen und der Katze ergaben Folgendes: Die Pyramidenbahnen sind bei den genannten Thieren von viel schwächerer Entwicklung als beim

b) die Kleinhirnseitenstrangbahn, die unmittelbar in den Pedunculus cerebelli und in das Kleinhirn eingeht;
c) wahrscheinlich gewisse Theile der Hinterstränge, die ebenfalls, ohne vorher in grauer Substanz zu endigen, ins Cerebellum eintreten;
d) vielleicht auch Theile der Vorderstranggrundbündel, die im Fasciculus longitudinalis dorsalis (Kölliker) (dem hinteren Längsbündel der Autoren) verlaufen.

Andere Rückenmarksstränge erreichen ihr Ende in der Medulla oblongata, wie die Mehrzahl der Fasern der Fasciculi cuneati und graciles, denen die Kerne dieser Bündel als Endstationen dienen, in denen ihre Elemente in ähnlicher Weise sich verästeln und mit feinen Ausläufern enden, wie die sensiblen Wurzelfasern der Kopfnerven und ihrer Collateralen.

2. Das Gehirn (Cerebrum).

Schon bevor das Neuralrohr geschlossen ist, zeigt sich häufig das Vorderende der Medullarplatte verbreitert und in drei Abschnitte gegliedert, die man als **primitives Vorder-, Mittel- und Hinterhirnbläschen** bezeichnet (Fig. 173 *G, I, II, III*). Der Binnenraum dieser Bläschen entspricht, wie oben schon erwähnt, den späteren Ventrikeln und steht mit dem Centralcanal des Rückenmarkes in directer Verbindung.

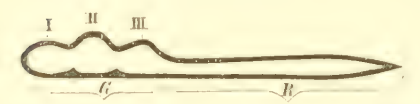


Fig. 173. Embryonalanlage des centralen Nervensystems (Schema). *G* Gehirn mit seinen drei primitiven Bläschen (*I, II, III*), *R* Rückenmark.

Indem sich nun später das primitive Vorderhirn und Hinterhirn in je zwei Bläschen differenziren, kommt es zur Fünfzahl. Von vorne nach hinten gezählt, heissen jetzt die einzelnen Abschnitte **secundäres Vorderhirn, Zwischen-, Mittel-, secundäres Hinter- und Nachhirn** [Prosencephalon, Thalamencephalon, Mesencephalon, Metencephalon, Myelencephalon (Huxley)]. Das Mittelhirn wird auch als

Menschen; bei letzterem erreichen sie den höchsten Grad ihrer Entwicklung. Bei jenen Thieren zeigen sie die allerverschiedensten Lagerungsverhältnisse im Rückenmark; beim Meerschweinchen, der Maus und Ratte verlaufen sie in den Hintersträngen, bei Kaninchen, Katzen und anderen Carnivoren in den Seitensträngen, beim Menschen z. Th. in letzteren, z. Th. in den Vordersträngen. Vielleicht handelt es sich in der Reihe der Säugethiere von niederen Formen zu höheren um eine allmähliche Ablenkung der Pyramidenbahnen aus den Hintersträngen in die Seiten- und Vorderstränge. Interessant wäre, dies bei Affen nachzuprüfen.

Auch beim Menschen stehen wir noch keinem definitiven Verhalten gegenüber, denn die hier herrschende Variabilität in ihrer Vertheilung auf Vorder- und Seitenstrang legt Zeugniss dafür ab, dass sich die Pyramidenbahnen hier noch auf dem Wege phylogenetischer Veränderung befinden.

Da die Pyramidenbahnen bei allen untersuchten Thieren einer vollständigen Kreuzung unterliegen, so liegt der Gedanke nahe, es sei die Semidecussation beim Menschen ebenfalls nur eine scheinbare, indem sich die Elemente der Pyramidenvorderstrangbahnen nachträglich doch kreuzen.

Da in 15% der Fälle Pyramidenvorderstrangbahnen beim Menschen ganz fehlen, so müsste man — falls man an einer wirklichen Semidecussation festhalten wollte — für einen Theil der Individuen eine jedenfalls nicht unbedeutende physiologische Sonderstellung zugeben, wie sie sich bezüglich keines anderen Theiles des Organismus findet. Dies ist aber sehr unwahrscheinlich.

Vierhügelregion (ein der menschl. Anatomie entlehnter Ausdruck), das Hinterhirn als Kleinhirn, und das Nachhirn als verlängertes Mark (Medulla oblongata) bezeichnet. Letzteres kommt sehr frühe zur Ausbildung.

Aus dem secundären Vorderhirn, welches bald in zwei Halbkugeln (**Hemisphären**) zerfällt, gehen die Riechlappen hervor, und diese stelle ich gleich in den Vordergrund, weil sich das secundäre Vorderhirn in phylogenetischer Beziehung sehr wahrscheinlich in engstem Anschluss an das Riechorgan gebildet hat.

Indem sich die basale Bläschenwand dieses Hirntheils zu einem mächtigen, ins Ventrikellumen einspringenden Stammganglion verdickt, kann man letzteres dem übrigen Theil des Bläschens, welcher als Mantelzone (Pallium) bezeichnet wird, gegenüberstellen (Fig. 174 *VH, Olf, Cs*).

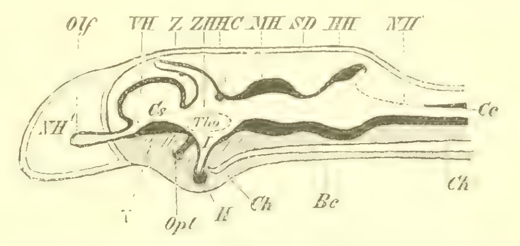


Fig. 174. Sagittalschnitt durch Schädel und Hirn eines (idealen) Wirbelthierembryos. Zum Theil nach Huxley. *Bc* Basis cranii. *Ch* Chorda dorsalis. *SD* Schädeldecke, *NH*[1] Nasenhöhle, *VH* secundäres Vorderhirn, basalwärts mit dem Corpus striatum (*Cs*), nach vorne mit dem ausgestülpten Lobus olfactorius (*Olf*), *ZH* Zwischenhirn (primäres Vorderhirn), welches sich dorsalwärts zur Zirbel (*Z*) und basalwärts zum Infundibulum (*I*) sammt Hypophyse (*H*) ausgezogen hat. Nach vorne hat sich der Sehnerv (*Opt*) und in der Seitenwand der Sehhügel (*Tho*) angelegt. *HC* hintere Commissur, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *Cc* Canalis centralis.

Die Mantelzone ist dazu berufen, in der Thierreihe die grösste Rolle zu spielen, denn von einer geringeren oder grösseren Entfaltung und histologischen Differenzirung seiner Rindenzone („Rindengrau"), beziehungsweise von dem Auftreten gewisser, damit in engster Verbindung stehender Leitungsbahnen, hängt die niedrigere oder höhere geistige Stufe des Intellectes ab.

Dem entsprechend werden wir das secundäre Vorderhirn bei Säugern, und vor Allem beim Menschen, in höchster Ausbildung treffen; dabei ist aber zu bemerken, dass man nicht bei allen Vertebraten von jener grauen Rindenschicht sprechen kann. Letztere kommt also nicht nothwendig dem secundären Vorderhirn zu, sondern erst ganz allmählich und verhältnissmässig spät in der Thierreihe vereinigen sich die Nervenzellen im Mantel zu einer solchen Schicht. Eine ununterbrochene Entwicklungsreihe von den niedersten Formen bis zu den höchsten ist nicht vorhanden. Grosse Lücken bestehen zwischen den Fischen und den Amphibien, sowie zwischen diesen und den Reptilien. (Edinger.)

Auch wenn die Hirnrinde mit den aus ihren Zellen auswachsenden Achsencylinderfortsätzen einmal im Sinne der höheren Vertebraten gebildet ist, so überzieht sie noch nicht das ganze Gehirn, wie denn auch bei dem hochstehenden Gehirn der Primaten noch rindenlose Stellen (Septum pellucidum) vorkommen. Bei Cyclostomen, Teleostiern und den Ganoiden besteht der Mantel aus einer einfachen Epithelschicht, ist also physiologisch latent, bei allen übrigen Vertebraten wird er durch Nervengewebe dargestellt, doch bleibt auch

hier sein hinterstes, an das Vorderende des Zwischenhirns anstossendes Gebiet einfach epithelial und wird mit dem Plexus chorioideus durch die Gefässe der Pia mater in den Hohlraum des Vorderhirnes eingestülpt.

Zwischen den beiden Hemisphären des secundären Vorderhirns existiren gewisse Verbindungssysteme, die man als **Commissuren**, **Balken** (**Trabs** s. **Corpus callosum**) und als **Gewölbe** (**Fornix**) bezeichnet. Von den ersteren, welche wesentlich Basaltheile mit einander verbinden, unterscheidet man drei, nämlich eine vordere, mittlere und hintere. Von diesen gehört aber nur die C. anterior dem secundären Vorderhirn an, die beiden anderen liegen im Bereich des Zwischen- und Mittelhirns.

Wenn auch vom Balken, auf welchen sich die medialen Hemisphärenwände direct fortsetzen, und vom Gewölbe schon bei niederen Vertebraten Andeutungen zu beobachten sind, so gelangen beide doch erst in der Reihe der Mammalia, und auch hier erst bei den höheren Formen, zu ihrer vollen Entwicklung.

Bei allen unterhalb der Säugethiere stehenden Vertebraten erscheint die Aussenfläche der Hemisphären mehr oder weniger glatt; erst bei den Mammalia treten Furchen (Fissurae, Sulci) und Windungen (Gyri) auf. Es handelt sich hier um eine Faltung der gesammten Mantelzone, und daraus resultirt eine Oberflächenvergrösserung des Rindengraus sowie eine gleichzeitige Vermehrung der Leitungsbahnen.

Entgegen der früheren Annahme, dass in jeder Ordnung der Säugethiere die Entwicklung der Furchen und Windungen von einem eigenen, für die Ordnung charakteristischen Plan bestimmt werde, bricht sich jetzt immer mehr die Ueberzeugung Bahn, dass die Feststellung der Homologien für die Hauptfurchen (Grundfurchen) bis zum Menschen hindurch in ganz befriedigender Weise möglich ist, dass also den Windungen sämmtlicher Mammalia ein gemeinsamer typischer Plan zu Grunde liegt. Derselbe liegt bald offen zu Tage, bald erscheint er verwischt; in der Regel wird man aber im Stande sein, die verbindenden Glieder nachzuweisen.

Genaueres findet man in den Arbeiten von W. Turner.

Ich wende mich nun zur Betrachtung des **Zwischenhirns**.

Aus diesem, welches nach vorne durch die sogenannte **Lamina terminalis** abgeschlossen wird, gehen folgende Gebilde hervor: durch Verdickung der Seitenwände die **Thalami optici** oder **Sehhügel**, durch eine basalwärts erfolgende, paarige Ausstülpung die **primären Augenblasen**, beziehungsweise die Netzhaut des Auges und die Sehnerven. Endlich entsteht im Bereich des schlauchförmig auswachsenden Daches die **Zirbeldrüse** (**Epiphysis cerebri** s. **Glandula pinealis**), das **Parietal-Organ** und durch eine Aussackung des Bodens der **Trichter** (**Infundibulum**) sowie ein Theil des **Hirnanhanges** (**Hypophysis cerebri**).

Bezüglich der feinen Structurverhältnisse der Zirbeldrüse und des Parietalorganes, welch letzteres einem rudimentären Sehorgan entspricht, verweise ich auf den speciellen Abschnitt über die Hirnanatomie und namentlich auf die Schilderung des Reptilien-Gehirns.

Was die Hypophysis cerebri (Glandula pituitaria) betrifft, so zeigt sie bei den verschiedenen Vertebraten die allermannigfachsten Form-, Grösse- und Structurverschiedenheiten; auch spielen dabei (vergl. namentlich die Fische) gewisse Anhangsorgane, die sich ebenfalls aus dem Zwischenhirnboden differenziren, eine grosse Rolle. Man unterscheidet bei ihrem Aufbau eine nervöse und eine drüsige Substanz, und auch das Blutsystem kommt häufig in Betracht. Hinsichtlich der Genese bestehen Beziehungen zum Epithel der primitiven Mundbucht, wobei es sich um Abschnürungsprocesse handelt, bezüglich deren ich auf die Specialwerke über Entwicklungsgeschichte verweise.

Ueber die Urgeschichte sowie über die physiologische Bedeutung der Hypophyse[1]) ist noch keine Einigung erzielt. Unbestreitbar aber erscheint mir die Annahme, dass es sich in letzterer Beziehung dabei um ein Drüsenorgan handelt, dessen Secret, wie niedere Vertebraten zeigen, zum Ventrikelsystem in Beziehung steht.

Nach Kupffer soll die Hypophyse dem alten Mund der Pro-Vertebraten resp. -Chordaten entsprechen, ein Gedanke, der auch schon von J. Beard ausgesprochen worden ist. Der Unterschied liegt nur darin, dass letzterer den Anneliden-Mund zum Vergleich heranzog, während Kupffer den Mund der Ascidienlarven dafür in Anspruch nimmt.

Kupffer stützt seine Ansicht auf die Befunde an Stör- und Petromyzonten-Embryonen, und berichtet, dass bei Stör-Embryonen die vordere dorsale Spitze des primären Vorderhirnbläschens durch einen anfangs hohlen, dann massiven Strang mit einer verdickten Platte des Ektoderms zusammenhängt. Der vordere Rand dieser Platte stösst unmittelbar an die Abgangsstelle der Hypophyse vom Ektoderm, oder mit anderen Worten: die schlauchförmige Hypophyse liegt hart vor und unter der mit dem Vorderhirn zusammenhängenden unpaaren Platte. Letztere („Riechplatte") nimmt mithin zur Hypophyse genau die Stellung ein, wie das Riechorgan bei Ammocoetes (Fig. 178, D). Es handelt sich also um ein primitives, unpaares Riechorgan, d. h. um ein embryonales Monorhinen-Stadium bei Acipenser, und die betreffende Hirnausstülpung, welche dem vordersten Theil der Hirnaxe entspricht, kann man als Lobus olfactorius impar (Kupffer) bezeichnen. Offenbar liegen bezüglich jener Platte Verhältnisse vor, welche mit dem vorderen Neuroporus des Amphioxus homolog sind (vgl. das Amphioxus-Hirn). Aus jener medianen Platte, die später sich wieder zurückbildet, und für die auch bei anderen Wirbelthieren Andeutungen vorliegen, gehen nun aber, wie Kupffer van Wijhe gegenüber ausdrücklich bemerkt, nicht die paarigen Riechgruben hervor. Diese entstehen vielmehr bei Acipenser erst später, und zwar aus hart dahinter gelegenen paarigen Platten, welche von der unpaaren Platte deutlich abgesetzt sind[2]). Kupffer sieht daher das paarige Riechorgan als eine neue Erwerbung der Amphirhinen an.

[1]) Ich habe von jeher, und zwar an den verschiedensten Stellen, wie namentlich in meinen Beitr. z. Entwicklungsgesch. von Proteus, dem Gedanken an ein früheres Sinnesorgan Ausdruck gegeben.

[2]) Von der dorsalen Wand des Lobus olfactorius impar erstrecken sich Nervenanlagen als Zellketten gegen den Grund der paarigen Riechgruben und breiten sich darin aus. Sie liegen vor den Augenanlagen, welch letztere ventral von der Axe des Hirncanales entstehen. Die Entwicklung der Epiphyse beginnt um die ganze Länge der Vorderhirnblase weiter hinten (Kupffer).

Ich will nicht unterlassen, bei dieser Gelegenheit auch an die interessante Arbeit von SCOTT im I. Band des Journal of Morphology (1887) über die Entwicklung von Petromyzon aufmerksam zu machen. Es finden sich hier sehr genaue Angaben über die Hypophysen- und Epiphysen-Anlage und es wird dabei auch auf die Amphibien Bezug genommen. Hinsichtlich der letzteren wird betont, dass bei Urodelen (Amblystoma) in sehr frühen Embryonalstadien ein solider (ektodermaler) Zellstrang von der Vorderseite des Kopfes einwachse und dass derselbe das Infundibulum erreiche, bevor noch von einer Mundbildung die Rede sein könne. Um ähnliche, aber schon etwas modificirte Verhältnisse soll es sich bei Ammocoetes handeln, und SCOTT betont ausdrücklich, dass der Ausgangspunkt der Hypophyse von der primitiven Mundbucht höherer Vertebraten, in Folge der starken Kopfbeuge und Vorderhirnentwicklung secundär erworben sei. Die Hypophyse habe also ursprünglich weder mit Mund noch mit Nase etwas zu thun, sondern sei als ein von den Wirbellosen her vererbtes Sinnesorgan zu betrachten (Wimpergrube der Ascidien), das ursprünglich einen auf der freien Kopfoberfläche sich öffnenden Blindsack dargestellt und das in engen Lagebeziehungen zum Nasenrohr gestanden haben müsse.

Man sieht, dass die beiden Autoren v. KUPFFER und SCOTT hinsichtlich der Deutung der Hypophyse beträchtlich von einander abweichen.

Das bis jetzt betrachtete primäre und das secundäre Vorderhirn liegt in dem praechordalen Schädelabschnitt; bei seiner Phylogenese spielten wohl zwei Sinnesorgane, nämlich das Seh- und Riechorgan, die Hauptrolle.

Die weiter nach hinten liegenden Hirnbläschen fallen in den Bereich des chordalen Schädelabschnittes; sie zeigen ein um so spinalartigeres Verhalten, je weiter sie nach hinten liegen. Abgesehen vom **secundären Hinterhirn** oder **Kleinhirn**, welches sich bei höheren Typen in zwei Seitentheile (Hemisphären) und einen diese verbindenden mittleren, unpaaren Abschnitt, den sogenannten Wurm, differenzirt, unterliegen jene keinem so starken Umbildungsprocess, als die zwei vordersten Hirnbläschen. Es sei deshalb nur noch darauf hingewiesen, dass aus dem **Mittelhirnbläschen** die oben schon genannte **Vierhügelregion** mit den basalwärts daran sich schliessenden Grosshirnschenkeln (Crura cerebri) entsteht, und dass das Dach des **Nachhirns**, d. h. der **Medulla oblongata**, eine Rückbildung erleidet, während sich der Boden stark verdickt und weiter nach vorne im Bereich des secundären Hinterhirns die sogenannte **Brücke** bildet. Bemerkenswerth ist, dass im Bereich des Nachhirns die Ursprünge der meisten Hirnnerven liegen, ein Umstand, der für die hohe physiologische Bedeutung jenes Hirntheiles schwer genug in die Wagschale fällt.

Bei der weiteren Entwicklung des Gehirns spielen sich nun noch folgende wichtige Vorgänge ab.

Die Wände der Hirnbläschen verdicken sich mehr und mehr, so dass der zu den **Ventrikeln** sich umgestaltende Binnenraum eine immer grössere Beschränkung erfährt.

Stets kann man ein in der Längsachse des Gehirns liegendes, unpaares, sowie ein paariges Ventrikelsystem unterscheiden. Letzteres (Fig. 175 *SV*) liegt in den Hemisphären des Vorderhirns, ist unter dem Namen der Seitenventrikel (Ventriculus *I* und *II*)

bekannt und communicirt jederseits durch eine Oeffnung, das Foramen Monroi (*FM*), mit dem unpaaren Ventrikelsystem. Dieses paarige Höhlensystem ist nicht als directe Fortsetzung des ursprünglichen Medullarlumens aufzufassen, sondern als dorsale Abzweigung einer Höhle, die den vordersten Abschnitt des Canales darstellt. Letztere Höhle findet ihren Abschluss in der Gegend, welche basalwärts durch das Chiasma N. opticorum bestimmt wird. Das unpaare Ventrikelsystem besteht aus dem dritten[1]) und dem vierten Ventrikel[2]) sowie aus der sogenannten Wasserleitung (Aquaeductus Sylvii), welche die Verbindung zwischen dem dritten und vierten Ventrikel vermittelt. Ueber die genaueren Details, wie namentlich über die Lagebeziehungen der einzelnen Ventrikel zu den verschiedenen Hirntheilen vergl. die Fig. 175. Im engsten Anschluss an die Entstehung

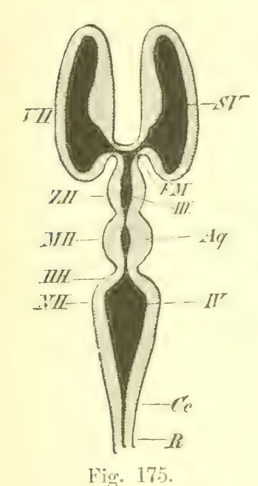


Fig. 175.

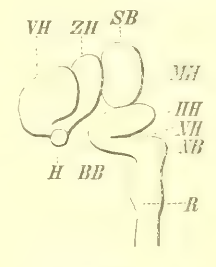


Fig. 176.

Fig. 175. Schema der Ventrikel des Wirbelthierhirnes. *VH* Secundäres Vorderhirn (Grosshirn-Hemisphären) mit den Seitenventrikeln (erster und zweiter Ventrikel) *SV*, *ZH* Zwischenhirn mit dem dritten Ventrikel (*III*), in seiner Vorwärtsverlängerung liegt bei Säugethieren das paarige Septum pellucidum, welches den sogenannten fünften Ventrikel einschliesst. Durch eine enge Oeffnung (Foramen Monroi) stehen die Seitenventrikel mit dem III. Ventrikel in Communication (*FM*). *MH* Mittelhirn, welches den Verbindungscanal (Aquaeductus Sylvii) zwischen dem III. und IV. Ventrikel einschliesst (*Aq*), *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn mit dem IV. Ventrikel (*IV*), *Cc* Canalis centralis des Rückenmarks (*R*).

Fig. 176. Hirnbeuge eines Säugethiers. *VH* Vorderhirn, *ZH* Zwischenhirn mit der basalwärts liegenden Hypophyse *H*, *MH* Mittelhirn, welches bei *SB* den höchst liegenden Theil des gesammten Hirnrohres, die sog. „Scheitelbeuge", repräsentirt. *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, bei *NB* die „Nackenbeuge bildend. An der vordern Circumferenz des Ueberganges von *HH* in *NH* entsteht die „Brückenbeuge". *R* Rückenmark.

des Balkens und des Gewölbes (Septum pellucidum) tritt zu den genannten Ventrikeln bei Säugern noch der sogenannte fünfte hinzu. Er ist somit den übrigen nicht gleichwerthig, sondern fällt unter einen ganz anderen morphologischen Gesichtspunkt.

Lagen nun anfangs alle fünf Hirnbläschen in einer Horizontalen, so tritt im Lauf der Entwicklung die sogen. **Hirnbeuge** auf, d. h. die Bläschen beschreiben mit ihrer Axe einen ventralwärts offenen Bogen, so dass das Mittelhirn in einer gewissen Periode die höchste Kuppe desselben darstellt (Fig. 176). Man nennt dies die Scheitelbeuge (*SB*) und stellt ihr zwei weitere, namentlich bei Säugern deutliche Beugestellen als Brücken- und Nackenbeuge gegenüber (*BB*,

[1]) Auch der dritte Ventrikel kann übrigens, durch Bildung seitlicher Aussackungen einen paarigen Charakter erhalten.

[2]) Der „fünfte Ventrikel" ensteht in Form eines, aus einer unvollständigen Verwachsung der medialen Hemisphärenwände (Septum pellucidum) hervorgehenden Spaltraumes. Der Name „Ventrikel" erscheint ungerechtfertigt, da es sich um keine Parallele mit den wahren Ventrikeln handeln kann.

NB). Dabei spielt sowohl das Schädelwachsthum als auch die rasch zunehmende Längenausdehnung des Gehirnes eine grosse Rolle. Es handelt sich theils um eine Art von Umkippen des Hirnrohres, theils wird dasselbe von hinten und vorne her zusammengeschoben und mannigfach gekrümmt.

Während nun diese Krümmungen bei Fischen und Amphibien später wieder so gut wie ganz ausgeglichen werden, persistiren sie mehr oder weniger stark bei höheren Typen, wie vor Allem bei den Säugern. Hier werden die ursprünglichen Verhältnisse namentlich auch dadurch noch complicirt, dass die Hemisphären des secundären Vorderhirnes, eine gewaltige Ausdehnung gewinnend, nach hinten wachsen und so sämmtliche übrigen Hirntheile allmählich überlagern. Dieser Zustand wird am vollkommensten beim Menschen erreicht. In Folge dessen wird aus der ursprünglichen Hintereinanderlagerung der einzelnen Hirnabschnitte eine derartige Uebereinanderlagerung, dass das Zwischen-, Mittel-, Hinter- und Nachhirn basalwärts von den Grosshirnhemisphären zu liegen kommt.

Hirn- und Rückenmarkshäute.

Aus der Differenzirung einer indifferenten, zwischen den Centralorganen des Nervensystems und den umgebenden Skelettheilen gelegenen Bindegewebsschicht gehen die Umhüllungsmembranen des Gehirnes hervor. Bei Fischen unterscheidet man nur zwei Häute, eine die Innenfläche der Schädelkapsel überziehende **Dura**- und eine das Gehirn bedeckende **Pia mater**. Letztere entspricht zugleich der **Arachnoidea** der höheren Wirbelthiere; diese ist also hier noch nicht als besondere Haut differenzirt. Beide führen Gefässe, und zwar dient die erstere als Matrix, d. h. als Perichondrium resp. als Periost der Schädelkapsel, letztere dagegen, welche ungleich gefässreicher ist, hat es mit der Ernährung des Gehirnes selbst zu thun. Die Dura mater[1]) besteht aus zwei Lamellen, die aber nur bei niederen Wirbelthieren im Bereich des ganzen Centralnervensystems getrennt bleiben. Bei höheren Vertebraten persistirt die Doppelnatur nur deutlich im Bereich der Wirbelsäule, im Schädel dagegen kommt es zur Verwachsung. Da nun — und darauf ist das Fehlen von sinusartigen Einrichtungen zurückzuführen — das Gehirn der Fische die Schädelkapsel lange nicht ausfüllt, so liegt zwischen beiden ein grosser pericerebraler, beziehungsweise perimedullarer Lymphraum, und dieser entspricht dem sogen. Subduralraum, welcher von den Amphibien an bei allen terrestrischen Wirbelthieren auftritt.

[1]) Bei den Säugethieren erzeugt die Dura Fortsätze gegen das Gehirn herein, die man als Sichel (Falx) und als Zelt (Tentorium) bezeichnet. Die Sichel, welche bei Vögeln erst in sehr schwachen Andeutungen auftritt, senkt sich in die grosse Sagittalspalte zwischen beiden Vorderhirnhälften hinein, das Zelt dagegen kommt zwischen das Hinterhirn und die Occipitallappen des Vorderhirns zu liegen und kann wohl auch verknöchern. Die Dura mater der Säugethiere umschliesst sogenannte Blutleiter, welche, das venöse Blut des Gehirnes aufnehmend, in der Vena jugularis interna confluiren. — Bezüglich der Stammesentwicklung der Sinus durae matris, die sich bis zu den Amphibien hinabverfolgen lässt, verweise ich auf die Arbeiten von H. Rex.

Eine zum erstenmal bei Amphibien auftretende Differenzirung jener primären Gefässhaut des Gehirnes in Pia und Arachnoidea geht so vor sich, dass sie sich an jenen Stellen, wo tiefere Einschnitte zwischen einzelnen Hirntheilen vorkommen, in zwei Lamellen trennt, wovon nur die tiefere dem Gehirn fest anhaftet und in Form der Telae chorioideae und Plexus chorioidei auch in die Ventrikel eindringt, während sich die oberflächliche über die Vertiefungen hinüberspannt. (Fig. 177.)

So entsteht also zwischen beiden ein lymphoider Spaltraum, das sogen. Cavum subarachnoideale, welches übrigens bei Amphibien noch nicht nachweisbar ist. Dasselbe erreicht aber auch bei höheren Vertebraten niemals den Grad der selbständigen Differenzirung wie der Subduralraum.

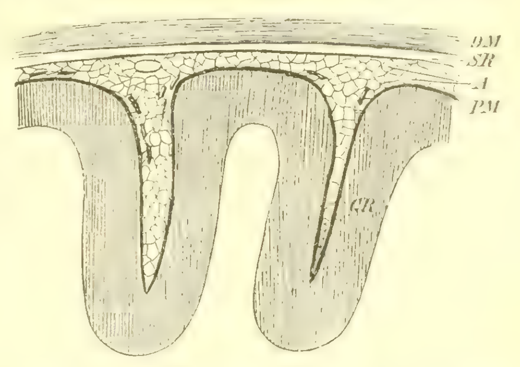


Fig. 177. Hirnhäute des Menschen (nach Schwalbe). *DM* Dura mater, *SR* Subduralraum, *A* Arachnoidea, *PM* Pia mater, *GR* Graue Rindensubstanz des Gehirns.

Indem ich mich jetzt zur Schilderung des Gehirns der einzelnen Thiergruppen wende, will ich bemerken, dass ich die Gehirnnerven als eigenes Capitel abhandeln und sie deshalb hier ganz aus dem Spiele lassen werde. Uebrigens sind dieselben auf den betreffenden Figuren so genau eingezeichnet, dass ihre Lagebeziehungen ohne Weiteres deutlich zu erkennen sind. Sie figuriren stets unter den von der menschlichen Anatomie entlehnten Bezeichnungen resp. Zahlen.

Fische.

Amphioxus.

In der conischen Auftreibung des vorderen Rückenmarkendes findet sich eine Erweiterung des Centralcanales, und diese ist einem Ventrikel gleich zu erachten. Dorsalwärts öffnet sich der Ventrikelraum frei gegen das umgebende Medium, und jene Oeffnung kann nichts Anderem als einem Neuroporus, d. h. dem Umbildungsproduct einer letzten Verbindung des Hirnes mit der Oberhaut, entsprechen (Hatschek). Ist dies wirklich der Fall, so steht auch der Annahme nichts im Wege, dass die kegelförmige Hirnblase des Amphioxus der Vorder- und vielleicht auch der Mittelhirnblase der übrigen Vertebraten entspräche, während sich die weiter nach hinten liegenden Hirntheile, d. h. das Hinter- und Nachhirn, noch nicht vom Rückenmark differenzirt haben.

Nach Hatschek wird das Gehirn des Amphioxus schon während der Metamorphose durch Zurückbleiben seines Wachsthums rudimentär. In den Jugendstadien besitzt es dreierlei Höhlen. Im vordersten Abschnitt (primäres Vorderhirn) findet sich ein Ventrikel, der primäre erste Ventrikel, von welchem ein verengerter Fortsatz gegen die Flimmergrube

emporsteigt. Im zweiten Abschnitt, dem Mittelhirn, verengert sich die Höhle als Aquaeductus Sylvii, und im dritten Abschnitt, dem Hinterhirn, liegt eine enge ventrale Höhle (Centralcanal) mit einer charakteristischen dorsalen Erweiterung des Spaltes (Fossa rhomboidalis). — Das Hirn des jungen Amphioxus liegt im Bereich des ersten (rudimentären) und des zweiten Metamers. Die obengenannte Flimmergrube („Riechgrube") ist bei jungen Thieren an ihrer tiefsten Stelle noch durch einen Neuroporus mit dem Medullarrohre verbunden, während sich bei grösseren Thieren jene Oeffnung schliesst. Der kurze, unpaare, von LANGERHANS entdeckte Riechnerv begiebt sich an die hintere Wand der Riechgrube, welche dort besonders reich an Sinneszellen ist.

Was eine Vergleichung des Amphioxus-Hirnes mit dem der Cranioten und zunächst des Ammocoetes betrifft, so entspricht die Flimmergrube des ersteren der Hypophyse und dem Geruchsorgan der letzteren. Bei Ammocoetes liegt die äussere Oeffnung der Hypophyse noch dorsal, auch ist das Geruchsorgan hier noch mit der Hypophyse verbunden; das untere hintere Ende der Hypophyse ist, dem Zuge des Infundibulums folgend, an die ventrale Fläche des Gehirns gelangt. Das Infundibulum, welches bei Amphioxus dorsalwärts gerichtet war, hat sich also bei den Cranioten nach vorne und ventral über die verkürzte Chorda hinweggekrümmt; auch die neue Erwerbung der Augenblasen hat zu Modificationen geführt, und der Rest des primären Vorderhirns und das Mittelhirn sind zugleich mit ihrer mächtigeren Entwicklung stark nach vorne verschoben worden. Diese Theile, welche ursprünglich (bei Amphioxus) eine epispinale Lage hatten, sind nun prospinal geworden.

Cyclostomen.

Die **Cyclostomen** zeigen eine sehr niedere, in mancher Beziehung auf rein embryonalem Typus stehen bleibende Entwicklungsstufe des Gehirns (Fig. 178). Dies gilt in erster Linie für das Gehirn des **Ammocoetes**[1]), welches sich durch eine schlanke, lang gestreckte Gestalt auszeichnet. Die einzelnen Hirnpartieen liegen in fast rein horizontaler Richtung hinter einander, und das Interessanteste ist, dass der in der Einleitung als Manteltheil oder Pallium bezeichnete Abschnitt des secundären Vorderhirnes nur aus einer zusammenhängenden, einschichtigen Lage von Epithelzellen besteht[2]). Diese wird an ihrer Dorsalfläche von der Pia mater überzogen. Auf der Figur 178 ist der Manteltheil entfernt, dagegen die verdickte basale Partie erhalten. Vorne schliessen sich an letztere die Riechlappen (*Lol*) an, in welche sich der Ventrikel fortsetzt.

Von auffallender Länge ist das Hinter- und Nachhirn, so dass das Gehirn des Ammocoetes einen spinalen Habitus besitzt. Im Gegensatz dazu erscheinen die einzelnen Hirntheile, zumal das

[1]) Die anfangs so ausserordentliche Kleinheit des Gehirns hat ihren Grund offenbar darin, dass die Sinnesorgane, wie vor Allem das Riech- und Sehorgan, in der Entwicklung noch sehr weit zurück sind. Dies gilt für das ganze Larvenstadium. Verhältnissmässig am besten entwickelt ist das Gehörorgan.

[2]) Dasselbe gilt auch für den Hirnmantel von Petromyzon. Von Myxine und Bdellostoma ist hierüber nichts bekannt. Vgl. über die Umwandlung des Ammocoetes- in das Petromyzongehirn den Aufsatz von P. BUJOR im „Verzeichniss wichtiger, auf einzelne Thiere und Thiergruppen sich erstreckender Arbeiten" etc. Ebendaselbst finden sich auch Angaben über die feinere Structur des Rückenmarkes.

Mittelhirn, von Petromyzon und der in ihrer Gehirnorganisation offenbar regressiven Processen (solides, ventrikelloses Vorderhirn) unterworfenen[1]) Myxinoiden mehr zusammengeschoben und in die Breite entwickelt.

Die genetischen Beziehungen zwischen Epiphyse und Paritealorgan liegen bei Ammocoetes bezw. Petromyzon noch keineswegs klar. Man unterscheidet eine proximale, stielartige und eine aus zwei übereinanderliegenden Blasen (mit unterliegenden paarigen Ganglien) bestehende distale Partie.

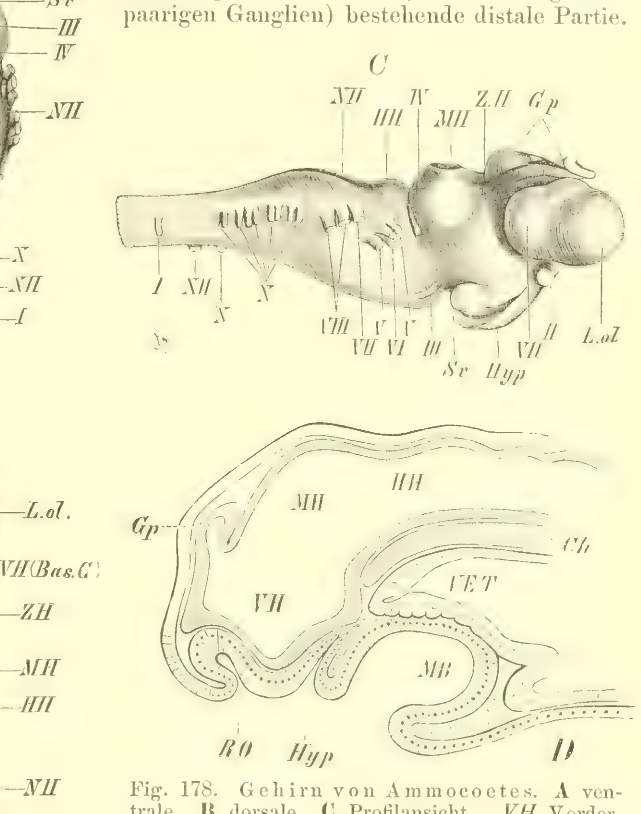


Fig. 178. Gehirn von Ammocoetes. A ventrale, B dorsale, C Profilansicht. *VH* Vorderhirn resp. dessen Basalganglion (*Bas. G.*), *L.ol.* Lobus olfactorius, *ZH* Zwischenhirn, *Gp* Glandula pinealis, *Hyp* Hypophyse, *Sv* Saccus vasculosus, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *Med* Medulla, *I—XII* erster bis zwölfter Hirnnerv. D Medianschnitt durch den Kopf einer ausgeschlüpften Larve (Ammocoetes), zum grössten Theil nach Kupffer, *RO* Riechorgan, *MB* Mundbucht, *VET* vordere Entodermtasche, *Ch* Chorda dorsalis.

[1]) Oder sollte es sich bei Myxinoiden ebenfalls um ein rudimentäres (epitheliales) Pallium handeln?

Der ganze Complex liegt anfangs medial, rückt aber während der Ontogenese auf die linke Seite herüber. An der ventralen Circumferenz der dorsalen, voluminöseren Blase findet sich ein mehrschichtiger Epithelbelag mit radiärer Streifung und spärlichem Pigment — den letzten Spuren des Parietalauges. Von einer Linse ist nichts zu sehen. Von Interesse ist, dass sich das Organ fast immer bei erwachsenen Petromyzonten, seltener dagegen bei Ammocoetes, über und über mit Pigment erfüllt zeigt und dass es mehr dorsalwärts rückt, als wollte es seine frühere physiologische Bedeutung zurückerobern (BEARD). (Bezüglich der feineren histologischen Verhältnisse vgl. die Arbeit von OWSJANIKOW.) Bei Myxine erhält das Organ kein Pigment und ist nicht in zwei Partieen getheilt. Es ist offenbar mehr zurückgebildet, als bei Petromyzon, und Aehnliches gilt wahrscheinlich auch für Bdellostoma (BEARD).

Selachier.

Wie das Gehirn der Cyclostomen, so stellt auch dasjenige der Selachier einen besonderen, in mancher Beziehung in sich abgeschlossenen Entwicklungstypus von eigenthümlicher Ausgestaltung dar; allein es kommt hier zu einer viel reicheren Ausbildung der einzelnen Hirnregionen, als wir sie dort beobachtet haben. Nach der äusseren Form kann man zwei grosse Gruppen von Selachiergehirnen aufstellen. Die eine, welche durch die Spinaces, Scymni und Notidani dargestellt wird, zeichnet sich durch ein sehr schlankes, in die Länge gestrecktes, der übrige Theil der Selachier dagegen durch ein gedrungeneres, in seinen einzelnen Theilen mehr zusammengeschobenes Gehirn aus. Fast bei allen Haien prävalirt das Vorderhirn durch bedeutende Grösse über alle übrigen Hirnabschnitte. Sein paariger Charakter ist bald deutlich (Notitaniden), bald nur sehr undeutlich ausgesprochen (z. B. bei Scyllium). Allein auch im letztgenannten Fall sind im Innern Spuren des bilateralen Ventrikelsystems zu constatiren. Zu einer eigentlichen Trennung des Mantels in zwei Hemisphären kommt es bei Selachiern nie[1]). Bei den Rajae, deren Vorderhirn eine äusserlich nur sehr seichte Medianfurche besitzt, besteht nur eine einfache Vorderhirnhöhle; bei Myliobatiden verschwindet auch letztere, und das Vorderhirn besteht aus soliden Ganglienmassen (regressive Erscheinung).

Die Erklärung dafür liefert die Entwicklungsgeschichte, indem sie beweist, dass die Hauptmasse des Selachiergehirns durch das primäre ungetheilte Vorderhirn dargestellt wird. Die Rochen besitzen nur dieses (wobei Mantel und Stamm in eines verschmelzen), die Haie dagegen zeigen bereits, bei den verschiedenen Arten wechselnde, Anlagen eines secundären Vorderhirnes (EDINGER).

Bemerkenswerth sind die mächtigen, in ihrer Länge und Form übrigens grossen Schwankungen unterliegenden Riechlappen, in welche sich die Ventrikel fortsetzen (vergl. die von J. STEINER darüber angestellten Experimente).

---

[1]) R. BURCKHARDT bezeichnet deshalb das Selachiergehirn, wie dasjenige der Ganoiden und Teleostier, als hemiamphicöl, und stellt diesem Typus denjenigen von Protopterus, der Amphibien und Amnioten als amphicölen gegenüber.

Das zwischen Vorder- und Mittelhirn wie eine schmale Commissur eingekeilte und dorsal von einem wechselnd starken Plexus chorcoideus überdeckte Zwischenhirn wächst an seinem Dach zu

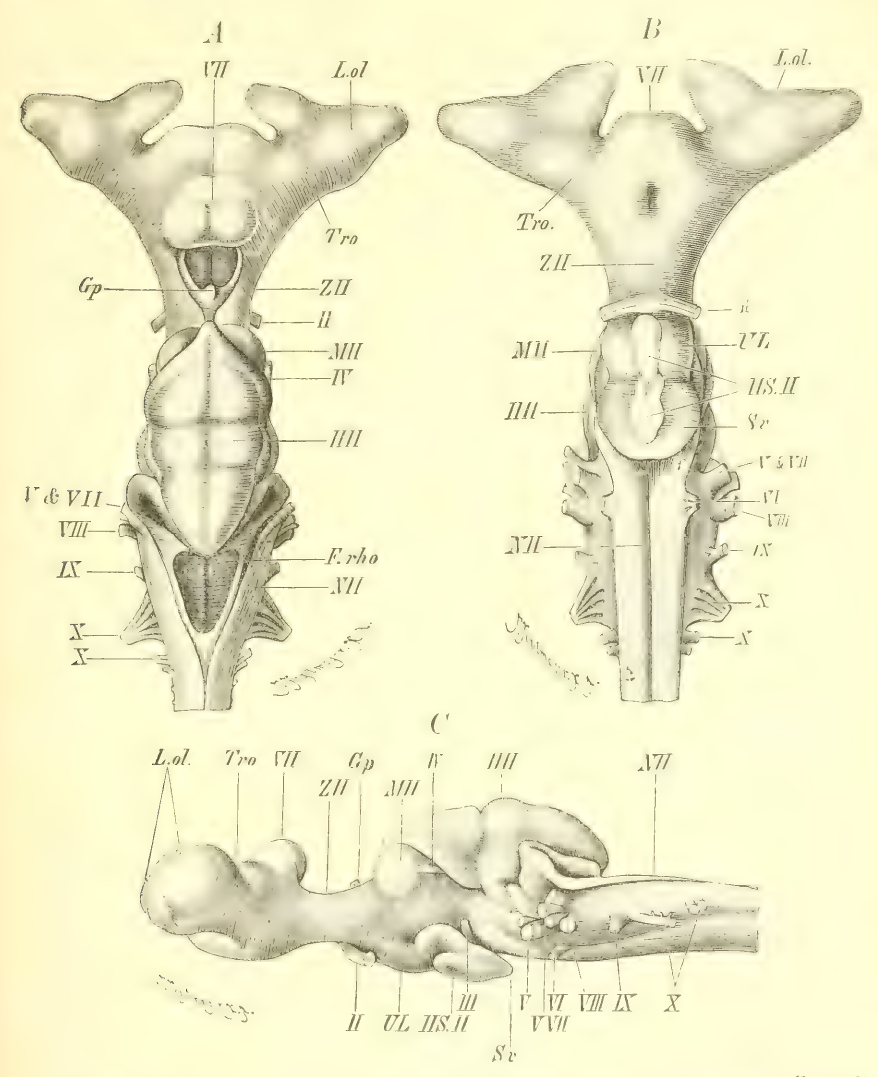


Fig. 179. Gehirn von Scyllium canicula. **A** dorsale, **B** ventrale, **C** Profilansicht. *VH* Vorderhirn, *L.ol* Lobus olfactorius, *Tro* Tractus olfactorius, *ZH* Zwischenhirn, *Gp* Glandula pinealis, abgeschnitten, *UL* Unterlappen, *HS.H* Hypophyse, *Sv* Saccus vasculosus, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *F.rho* Fossa rhomboidalis, *I—X* erster bis zehnter Hirnnerv. Der Schlitz des Zwischenhirns und der Fossa rhomboidalis ist von Epithel resp. Plexus chorioidei bedeckt zu denken. Die ventralen Vaguswurzeln sind auf der Fig. **B** nicht eingezeichnet.

einer kamin- oder röhrenartigen Epiphyse aus, die eine solche Länge erreichen kann, dass sie das Vorderende des Gehirnes noch um eine grosse Strecke überragt. Mit seinem Vorderende dringt der

Zirbelschlauch (ein eigentliches Parietalorgan ist nicht entwickelt) bis in die Schädeldecke hinein (vergl. Fig. 179). Nach vorne von seinem Ursprung liegt das paarige, sogenannte Ganglion habenulae. Die Seitenpartieen („Pedunculi cerebri") des Zwischenhirnes, welche den sehr weiten Ventrikel begrenzen, entsprechen denjenigen Gehirnabschnitten höherer Vertebraten, wo sich bei letzteren der Thalamus opticus entwickelt.

Am Boden des Zwischenhirnes und in Höhlenverbindung mit ihm liegen zwei Paare von kleinen Lappen, die man als Lobi laterales, Saccus infundibuli und als Saccus vasculosus (ein vielfach gefalteter Epithelsack mit dünnen Wandungen) bezeichnet. Sie stehen in genetischen Beziehungen zum Infundibulum (sie sind Ausstülpungen der letzteren) und auch zur Hypophyse, welch letztere direct unter dem Saccus vasculosus liegt. Die ganze Organisation der Lobi laterales, wie auch des Saccus vasculosus deuten auf secernirende Organe hin. Es handelt sich bei den verschiedenen Selachiern um sehr verschiedene Formverhältnisse.

Das Mittelhirn überdeckt nach vorne hin, sowohl basal- als dorsalwärts, einen grossen Theil des Zwischenhirnes und drängt sich auch in letzteres von hinten her herein, so dass der dritte Ventrikel dadurch sehr verengt wird.

Das Hinterhirn stellt bei Selachiern immer einen sehr mächtigen Hirntheil dar, der in mehrere hinter einander liegende Blätter oder Lappen zerfallen und das Nachhirn mehr oder weniger weit überlagern kann. Letzteres ist bei Haien ein langgestreckter, cylindrischer Körper, während es bei Rochen mehr zusammengezogen und dreieckig erscheint. Auf dem Bodengrau des IV. Ventrikels liegen beim Zitterrochen die, eine Menge riesiger Ganglienzellen einschliessenden Lobi electrici. Ueber weitere Details vergl. die Fig. 179 A, B, C[1]).

Ganoiden.

Bei den Ganoiden ist das Gehirnrohr, ähnlich (wenn auch nicht mehr so stark) wie bei Selachiern und Dipnoërn, am vorderen Abschnitt des Mittelhirns ventralwärts gekrümmt und geht basalwärts in die Wand des Infundibulum über.

Im Hirnmantel, welcher bei Selachiern fast in seiner ganzen Ausdehnung aus Nervenmasse besteht, sind bei Ganoiden regressive Veränderungen vor sich gegangen, so dass er hier, wie wir dies auch bei den Cyclostomen constatiren konnten, nur aus epithelialen Gebilden und membranösen Hüllmassen besteht[2]).

Das Zwischenhirn, welches in die Tiefe versenkt erscheint, entwickelt einen kräftigen Zirbelschlauch[3]), dessen distales Ende

---

[1]) Ueber den Verlauf der Fasersysteme im Selachierhirn vgl. die schöne Arbeit von L. Edinger (s. d. Litteratur-Verzeichniss).

[2]) Bei Amia, wo nur die mediale Wand des Palliums aus Epithelgewebe besteht, ist der Reductionsprocess noch nicht so weit fortgeschritten.

[3]) Ein ganz eigenthümliches regressives Verhalten zeigt die Zirbeldrüse von Polypterus. Sie besteht aus einem enormen epithelialen, median gelagerten Sack, der in seiner Ausdehnung einer der beiden epithelialen Hemisphärenblasen nahezu gleichkommt. Wie letztere, so ist auch er von dichtem lymphoidem Gewebe bedeckt und entspricht morphologisch der gewaltig ausgedehnten Decke

in eine grubige Vertiefung der Schädeldecke eingelassen ist[1]). (Ueber ein Parietalorgan fehlen zuverlässige Nachrichten.) Die Hypophyse[2]), Lobi inferiores und Saccus vasculosus sind sehr voluminös.

Das Mittelhirn ist an seinem Gewölbe bei Acipenser nicht so deutlich, wie bei Knochenfischen, in zwei Lappen getheilt, ein Punkt, der von keiner tieferen morphologischen Bedeutung ist (vergl. auch das Ceratodus- und Protopterus-Gehirn); seine Basis liegt in der directen Axenverlängerung der Medulla oblongata.

Was endlich das Hinterhirn betrifft, so springt es ganz wie bei Teleostiern unter der Form einer Valvula cerebelli weit in den Ventrikel des Mittelhirns herein. Seitlich ragt es höckerartig vor.

Das Gehirn von Amia leitet zu demjenigen der Teleostier hinüber.

Teleostier.

Auch bei Teleostiern handelt es sich wieder um ein epitheliales Pallium, welches aber keine mediale Einstülpung erfährt. Gleichwohl kann man von Seitenventrikeln reden, die allerdings ihrer geringen Ausdehnung wegen bei der Untersuchung leicht übersehen werden. Basalwärts liegen, wie bei Ganoiden, mächtige Nervenmassen, welche wahrscheinlich dem Putamen und dem Nucleus caudatus der höheren Wirbelthiere entsprechen. Aus jenen basalen Vorderhirntheilen, die durch eine Commissur (Commissura interlobularis s. anterior)[3]) unter einander verbunden werden, entspringen markhaltige Faserzüge (Pedunculi cerebri), welche durch das Zwischenhirn und Mittelhirn spinalwärts ziehen.

Wie bei andern Fischordnungen, so ist auch bei Teleostiern das gesammte Hirn durch eine Schicht fett- und lymphartiger Flüssigkeit von der Schädelwand getrennt, so dass es also das Cavum cranii lange nicht ausfüllt.

---

des Zwischenhirnes. Die so gestaltete Zirbelblase erstreckt sich über einen grossen Theil der Dorsalfläche des Gehirnes hinweg, d. h. sie reicht vom secundären Vorderhirn bis zum Beginn des Nachhirns (Waldschmid). Die Devonischen Ganoiden besassen, wie ich aus den Pander'schen Abbildungen ersehe, ein Scheitelloch, und dies lässt auf ein wohl entwickeltes Parietalauge derselben schliessen.

[1]) Ob die Epiphyse bei ganz jungen Sturionen, wie von einer Seite behauptet wird, die Schädeldecken wirklich durchbricht, müssen neue Untersuchungen bestätigen.

[2]) Bei Polypterus zeigt die Hypophyse einen deutlich drüsigen Bau. Es handelt sich um zahlreiche, dicht verfilzte, epitheliale Schläuche, welche sich an verschiedenen Stellen ins Infundibulum hinein öffnen und welche offenbar mit der Abscheidung der Ventrikelflüssigkeit betraut sind. Von grossem Interesse ist ferner der Umstand, dass bei Polypterus auch noch in postembryonaler Zeit ein oralwärts gerichteter Hypophysengang persistirt. Derselbe liegt zusammt der in reichliches lymphoides Gewebe eingebetteten Hauptmasse der Hypophyse in einem besonderen, von dem eigentlichen Cavum cranii abgekammerten Knochencanal, welcher durch die medianwärts einspringenden (trabeculären) Schädelwände gebildet wird (Waldschmid).

[3]) In dieser Commissura anterior liegen Faserbündel, welche nicht nur die Lobi olfactorii, sondern auch die Hemisphären mit einander verbinden.

So ist also hier schon ein Corpus callosum und eine Commissura anterior im Sinne der höheren Vertebraten angebahnt (Osborn). Auch ein Fornixrudiment ist bereits vorhanden.

Zeigt nun das Gehirn der Selachier schon einen vielgestaltigen Charakter, so ist der unter den verschiedenen Teleostiergruppen

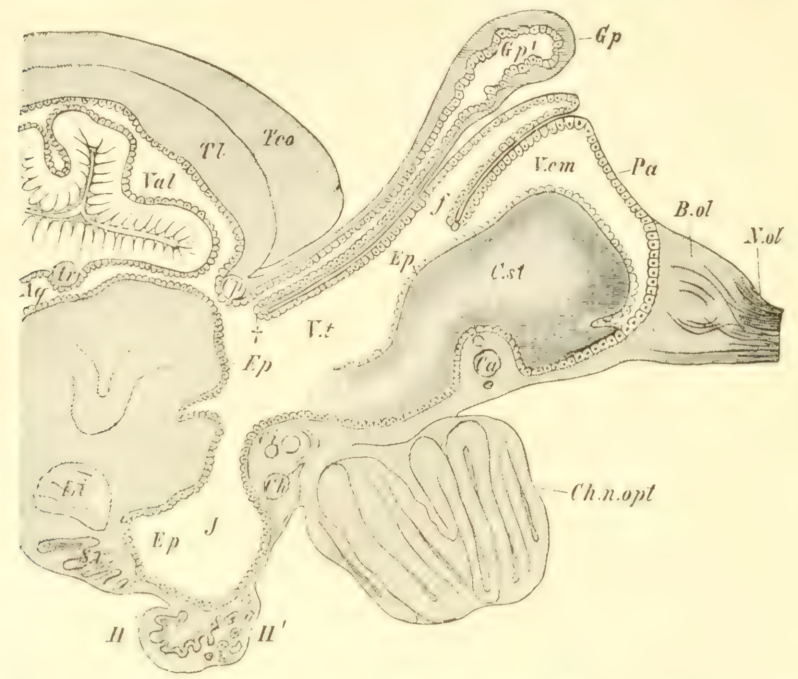


Fig. 180. Sagittalschnitt durch die vordere Hälfte des Teleostiergehirns mit Zugrundelegung einer Abbildung von Rabl-Rückhard, das Gehirn der Bachforelle darstellend. *Tco* Tectum loborum opticorum, *Tl* Torus longitudinalis, *Cp* Commissura posterior, *Gp* Glandula pinealis mit einer Höhle *Gp*¹ im Innern. Bei † geht die vordere Wand des Zirbelschlauchs, welcher so gut wie die ganze Innenfläche der Hirnventrikel von dem Ependym (*Ep*, *Ep*) ausgekleidet wird, in die epitheliale Decke des secundären Vorderhirns *Pa* (Pallium) über; zuvor aber bildet sich eine vor der Epiphysenausstülpung gelegene, zweite Ausstülpung, welche einem rudimentären Parietalorgan entspricht (bei *f*). *V.cm* Ventriculus communis des secundären Vorderhirns, *V.t* Ventriculus tertius, *B.ol*, *N.ol* Bulbus und Nervus olfactorius, *Ca* Commissura anterior, *C.st* Corpus striatum, welches man sich seitlich von der Medianebene, in welcher sonst das ganze übrige Gehirn dargestellt ist, liegend zu denken hat, *Ch.n.opt* Chiasma nerv. opticorum, *Ci* Commissura inferior (Gudden), *Ch* Commissura horizontalis (Fritsch), *J* Infundibulum, *H.H*¹ Hypophyse, *Sv* Saccus vasculosus, *Li* Lobi inferiores, *Aq* Aquaeductus Sylvii, *tr* N. trochlearis, *Val* Valvula cerebelli.

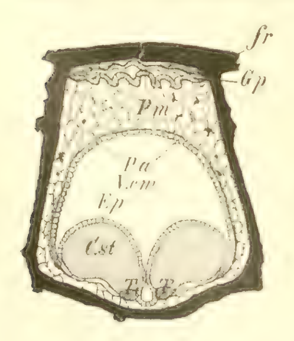


Fig. 181. Querschnitt durch das Teleostiergehirn. *fr* Os frontale, unter welchem der Zirbelschlauch *Gp* im Querschnitt sichtbar ist, *Pm* darunter die Pia mater, *Pa* das aus einer einfachen Epithellage gebildete Pallium, d. h. die Decke des secundären Vorderhirns oder der Hemisphären, *V.cm* Ventriculus communis, *Ep* Ependym, *TT* Tractus olfactorii basalwärts von den Corpora striata (*C.st*).

uns entgegentretende Formenreichthum des Gehirns noch ungleich grösser, ja weitaus am grössten unter allen Wirbelthieren. Es liegt somit auf der Hand, dass hier nicht alle Einzelheiten auf-

gezählt werden können, sondern summarisch verfahren werden muss. Vor Allem wird es darauf ankommen, die Hauptdifferenzen dem Selachiergehirn gegenüber hervorzuheben, und diese bestehen in erster Linie darin, dass das Teleostiergehirn durchweg kleinere Dimensionen besitzt.

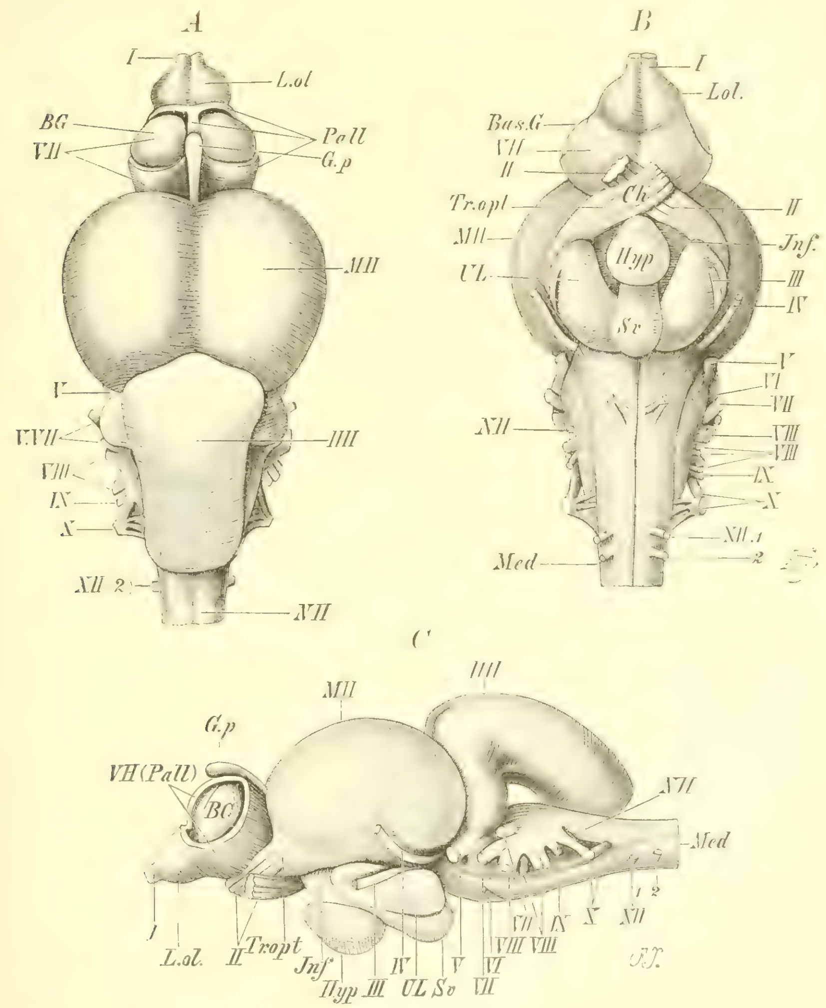


Fig. 182. Gehirn von Salmo fario. **A** dorsale, **B** ventrale, **C** Profilansicht. *VH* Vorderhirn, *Pall* Mantel —. *BG* und *Bas.G* Basalganglion desselben, *L.ol* Lobus olfactorius, *G.p* Glandula pinealis, *Inf* Infundibulum, *Hyp* Hypophyse, *Sv* Saccus vasculosus, *UL* Unterlappen, *Tr.opt* Tractus opticus, *Ch* Chiasma, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *Med* Medulla, *I—XII* erster bis zwölfter Hirnnerv. Der zwölfte wird durch den ersten Spinalnerven (1) dargestellt, 2 zweiter Spinalnerv.

Das Zwischenhirn erscheint auch hier (vergl. die Ganoiden) zwischen Vorder- und Mittelhirn in die Tiefe gerückt, und letzteres ist durchweg stattlich entwickelt (Fig. 182). Ein Epiphysenschlauch ist deutlich ausgeprägt, das nach vorne davon sich anlegende

Parietalorgan aber bildet sich schon während der Ontogenese wieder zurück (Fig. 180, bei *f*).

Die Einschiebung des mächtig sich entfaltenden Hinterhirns in die Höhle des Mittelhirns (Valvula cerebelli) ist bei Teleostiern zur Regel geworden, doch herrschen die mannigfachsten Variationen.

Lobi olfactorii sind allgemein vorhanden, die Lobi inferiores, Hypophyse und der drüsige Saccus vasculosus spielen eine grosse Rolle, unterliegen aber ebenfalls starken Form- und Grössenschwankungen.

Das Teleostier-Gehirn macht in seinem gesammten Aufbau den Eindruck einer in sich abgeschlossenen Bildung; es erscheint als letzter Ausläufer einer langen Reihe von Entwicklungsformen, deren Ausgangspunkt bis jetzt nicht genau zu bestimmen ist. Weder an das **Cyclostomen-** noch an das **Selachierhirn** direct sich anschliessend, hat es — das lässt sich mit Sicherheit behaupten — ganoidenartige Zwischenstufen durchlaufen. Dass aber beim **Ganoidenhirn** selbst schon reducirte Verhältnisse vorliegen, wurde früher schon erörtert.

Dipnoi.

Hier lassen sich in vieler Hinsicht, und zwar sowohl bezüglich der äusseren wie der inneren Structur, übereinstimmende Punkte einerseits mit dem Selachier-, andrerseits mit dem Amphibienhirn constatiren. Ich will damit aber keineswegs eine directe Ableitung vom Selachiergehirn befürworten, sondern ich bin vielmehr der Meinung, dass sich das Selachier- und Dipnoërgehirn aus gemeinsamer Wurzel entwickelt haben, und sich dann nach zwei verschiedenen Richtungen hin differenzirten.

Das stattliche, einen nervösen Mantel (Pallium) besitzende Vorderhirn ist bei Protopterus seitlich comprimirt und zeigt sich mit seiner Hauptmasse durch eine deutliche Furche von dem Tuberculum olfactorium (Lobus olfactorius s. s.), von welchem gleich wieder die Rede sein wird, abgesetzt. (Ueber den Tractus olfactorius vergl. das Capitel über den Nervus olfactorius.) Lateral, hinten und basal springt jede Hemisphäre in einen deutlichen Lappen aus, welcher einem Lobus hippocampi entspricht und welcher auch die charakteristischen Ganglienzellen führt. Dieser Lappen tritt hier, wie es scheint, zum erstenmal in der Wirbelthierreihe in die Erscheinung (R. Burckhardt).

Das noch auf indifferenter Stufe stehende Hinterhirn hingegen imponirt äusserlich nicht als ein so gewaltiger Hirnabschnitt, wie dies z. B. bei Selachiern und auch bei Teleostiern der Fall ist; es erinnert an dasjenige der Urodelen, ist aber besser entwickelt als bei letzteren. Das Vorhandensein einer Valvula cerebelli weist noch auf niedrige Typen zurück.[1])

Bei Ceratodus sind beide Grosshirnhemisphären dorsalwärts

---

[1]) Das Nachhirn wird von einem vielfach quergefalteten Plexus chorioideus abgeschlossen, und dieser wird von einem beim Gehörorgan näher zu schildernden Gebilde, welches zum Ductus endolymphaticus in Beziehung steht, überlagert (R. Burckhardt).

mit einander verwachsen; bei Protopterus [1]) dagegen schneidet die Mantelspalte gänzlich durch, so dass erst weit hinten, von der Commissura anterior an, eine Verbindung zwischen Rechts und Links besteht. Riechlappen treten bei Ceratodus und Protopterus äusserlich zu Tage. Speciell bei letzterem kann man nach BURCKHARDT einen Bulbus, Tractus und einen dem Vorderhirn unmittelbar aufsitzenden Lobus im engeren Sinne („Tuberculum") unterscheiden.

Das Mittelhirn ist gut ausgeprägt und erinnert in topographischer Beziehung am meisten an dasjenige der Amphibien. Bei Ceratodus scheint es paarig zu sein, bei Protopterus ist es unpaar.

Das Zwischenhirn von Protopterus, zumal seine Decke, besitzt eine Summe von Verhältnissen, welche gerade für die Dipnoër höchst charakteristisch sind. Die langgestielte Zirbel durchbohrt mit ihrem Endbläschen das knorpelige Schädeldach; von einem eigentlichen Parietalorgan ist nichts bekannt. Der Plexus chorioideus (Tela chorioidea) erzeugt ein blasenartiges Organ, bildet aber noch keinen besonderen Adergeflechtknoten, verhält sich also in dieser Hinsicht ganz wie die Selachier, während sich in derselben Richtung Abweichungen von den Amphibien ergeben. Lobi inferiores sind bei Protopterus, und wahrscheinlich auch bei Ceratodus, vorhanden. Die betreffenden Höhlen sind wohl begrenzte Buchten des III. Ventrikels. Die Hypophyse besteht auch hier aus einem nervösen und drüsigen Theil; ersterer wird aus der Verlängerung der gefältelten Wand des röhrenförmigen Trichters gebildet („Saccus vasculosus", BURCKHARDT). Der drüsige Theil erstreckt sich weiter caudalwärts, ist aber mit der Hauptmasse nach vorne umgebogen, so dass eine blutgefässführende Tasche entsteht.

Amphibien [2]).

Das Vorderhirn der Amphibien unterscheidet sich von dem der Dipnoër durch eine noch höhere Ausbildung des Mantels, an dem man übrigens, ganz wie bei Dipnoërn, eine äussere faserige und eine innere zellreiche Schicht („Centrales Grau") unterscheiden kann. Das Basalganglion tritt hier aber noch mehr zurück, indem es nur eine mehr oder weniger stark einragende Verdickung der Hemisphärenwand in das Ventrikellumen darstellt. Ein Lobus hippocampi ist nicht deutlich entwickelt, obgleich Vortreibungen des Centralgraues offenbar dem Ammonshorn entsprechen. Das Amphibiengehirn vermittelt — ich betone dies ausdrücklich — nicht etwa den directen Uebergang zu demjenigen der Reptilien, sondern ist eine ganz abseits von diesem liegende Bildung. Ist das Vorder-

[1]) R. BURCKHARDT hat in seiner schönen Monographie des Protopterus-Gehirnes auf einen bedeutenden, ventral vom Lobus olfactorius liegenden „Lobus postolfactorius", in welchen sich der Vorderhirnventrikel ausbuchtet, aufmerksam gemacht und denselben auch bei Selachiern nachgewiesen. Hier liegt er aber median vom Lobus olfactorius. Bei Amphibien wird er auf einen kleinen Abschnitt des Vorderhirns reducirt. Am embryonalen Gehirn der Säugethiere bildet er einen Abschnitt, welcher zur Substantia perforata des erwachsenen Gehirns wird.

[2]) Bezüglich der feineren (Innen-) Structur verweise ich auf die Arbeit von OSBORN. Ebendaselbst finden sich auch vorzügliche Abbildungen des Axolotl-, Menobranchus-, Proteus- und Siren-Gehirnes.

hirn schon anders gebaut als dasjenige niedriger stehender Vertebraten, so überrascht vollends die durchsichtige Einfachheit des Zwischen- und Mittelhirns denjenigen, der vorher die complicirten Verhältnisse kennen gelernt hat, welche bei den Fischen an dieser Stelle bestehen.

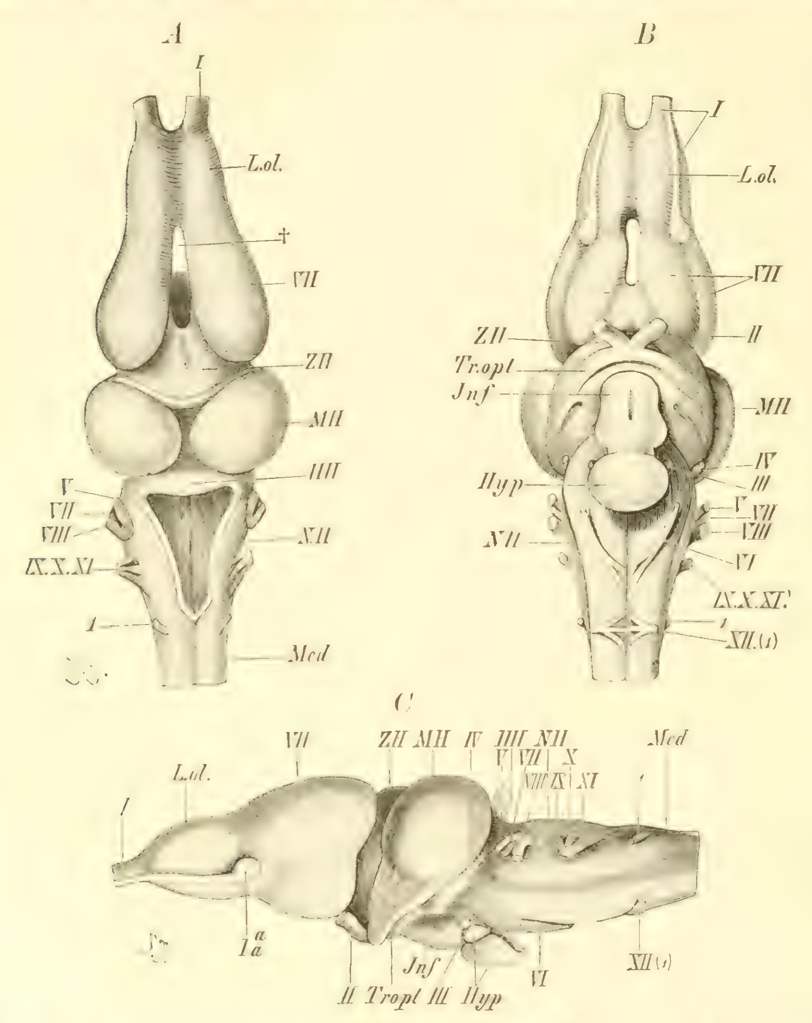


Fig. 183. Gehirn von Rana esculenta. A dorsale, B ventrale, C Profilansicht. *VH* Vorderhirn, *ZH* Zwischenhirn, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *Med* Medulla spinalis, *I—XII* erster bis zwölfter Hirnnerv, 1,1 erster Spinalnerv resp. Hypoglossus [*XII* (1)], *L.ol* Lobus olfactorius, † klaffende Lücke zwischen beiden Hemisphären, *Tr.opt* Tractus opticus, *Inf* Infundibulum, *Hyp* Hypophyse.

Das Amphibiengehirn ist das einfachste Gehirn, welches in der Vertebraten-Reihe vorkommt (Edinger).

Das Urodelengehirn steht noch etwas tiefer als das der Anuren. Die einzelnen Abschnitte sind hier noch schlanker und mehr auseinandergerückt, und in Folge davon liegt das Zwischenhirn freier zu Tage.

Die Hemisphären des Urodelengehirns sind fast walzenförmig, kleiner und durch die Mantelspalte bis nach hinten zur Commissura anterior[1]) voneinander getrennt, während sie bei Anuren in ihrem vorderen Abschnitt, dicht hinter dem Lobus olfactorius, medianwärts miteinander auf eine kurze Strecke verwachsen sind. Ein Lobus olfactorius ist stets zu erkennen, wenn er auch nicht immer sehr deutlich von den Hemisphären abgesetzt ist. Ein Bulbus olfactorius fehlt, oder ist letzterer vielleicht mit dem Lobus olfactorius vereinigt. Das paarige Mittelhirn sowie das Zwischenhirn sind, wie bei Dipnoërn, eingeschnürt und bilden so nur eine schlanke brückenartige Commissur zwischen dem Nachhirn und Hinterhirn einer-, sowie dem Vorderhirn andererseits. Der III. Ventrikel springt als sogenannter Recessus praeopticus nach vorne und basalwärts aus (Rana). Im Gegensatz dazu dehnt sich das aus zwei mächtigen ovalen Körpern bestehende Mittelhirn der Anuren weit lateralwärts aus und stellt so den breitesten Hirnabschnitt dar. Das Hinterhirn erscheint bei Anuren und Urodelen, bei welch letzteren es einen sehr primitiven Eindruck macht, nur unter der Form einer zarten Querlamelle mit mässiger Auftreibung der mittleren Partie; am geringsten ist es bei den fusslosen Formen entwickelt, und wahrscheinlich handelt es sich hier um Rückbildungsprocesse. Rückwärts vom Hinterhirn klafft [nach Entfernung des Plexus chorioideus und des Epithelbelages] die Rautengrube.

Um noch auf das Zwischenhirn etwas näher einzugehen, so ist zu bemerken, dass das Infundibulum und die Hypophyse stets deutlich entwickelt sind[2]). Am Dach liegt ein Plexus chorioideus, die Commissura Ganglii Habenulae und das Parietalorgan. Bei Urodelen stets auf das Cavum cranii beschränkt, erstreckt sich bei Anurenlarven das Parietalorgan bis ins Niveau der Haut. Später aber wird dasselbe durch die knöchernen Schädeldecken abgeschnürt und degenerirt bindegewebig[3]).

Wenn man in Betracht zieht, dass bei paläozoischen Stegocephalen, sowie auch bei zahlreichen anderen fossilen Amphibien und Reptilien ein wohlgebildetes Parietalloch vorhanden ist, welches bei Anthracosaurus raniceps nicht einmal von beschuppter Haut überzogen war, sondern ebenso wie die Orbita, offen lag,

---

[1]) Die dorsale grössere Fasermasse in dieser Commissur entspricht einem Corpus callosum, die ventrale dagegen ist als eine eigentliche Commissura anterior im Sinne der Säugethiere zu betrachten. Während jene wesentlich dorsale und mediale Abschnitte der Hemisphären verbindet, handelt es sich bei dieser um Beziehungen zum ventro-lateralen Bezirk der Hemisphären, ferner zum Riechlappen und zur Temporalgegend. Bei Reptilien verhält es sich ganz ähnlich, doch lässt sich hier ein besonderes Bündel schon als Fornix unterscheiden. Dasselbe gilt auch für die Vögel, nur ist hier die Balkenfaserung, entsprechend der stark reducirten medialen Palliumpartie, ungleich schwächer, als bei Amphibien und Reptilien (vgl. auch das Teleostiergehirn) (Osborn).

[2]) Nach L. Edinger lassen sich auch am Amphibiengehirn jene bei der Pars infundibularis des Selachiergehirns differenzirten Abschnitte (Saccus vasculosus, Saccus infundibuli etc.) noch in Spuren nachweisen. Die Hypophyse des Frosches besteht aus drei ganz verschiedenen Theilen.

[3]) Bei der gemeinen Kröte (Bufo cinereus) tritt in diesem Organ noch Pigment auf. Am deutlichsten aber unter allen einheimischen Anuren ist dasselbe bei Rana temporaria entwickelt. In seiner Umgebung finden sich stets zahlreiche Nervenstränge, keiner aber tritt, wie es scheint, in das Organ selbst hinein.

so liegt der Gedanke nahe, dass es sich bei diesen alten Amphibien- und Reptilien-Formen noch um ein wohlausgebildetes Parietalauge gehandelt haben muss.

Das Gehirn der **Gymnophionen**, das durch R. BURCKHARDT eine vortreffliche Bearbeitung erfahren hat, zeigt mächtigere, mit gewaltigem Lobus olfactorius versehene Hemisphären, als alle übrigen Amphibien [1]). Im Innern liegt ein sehr grosses, von einem Plexus chorioideus überlagertes Basalganglion, und bei Epicrium findet sich die Andeutung eines Lobus hippocampi, den ich schon vor vielen Jahren abgebildet habe, ohne seine Bedeutung zu kennen. Die weiter nach hinten folgenden Hirnpartieen werden zum grossen Theil von den Hemisphären überlagert und erscheinen wie zusammengedrängt. Sie erinnern dadurch aufs Lebhafteste an das Verhalten des Gehirns von Amphiumalarven (KINGSLEY). Trichter und Hypophyse ragen weit rückwärts, und letztere erstreckt sich bis an die Ventralseite des Nachhirns. Die Glandula pinealis ist weniger rückgebildet, als bei anderen Amphibien, von einem Parietalorgan ist nichts bekannt.

Reptilien.

Während beim Amphibiengehirn das **„Rindengrau“** das Ventrikellumen der Hemisphären noch unmittelbar begrenzt, begegnen wir, wie EDINGER nachgewiesen hat, bei Reptilien zum erstenmal im dorsalen Bezirk der Hemisphären einer unzweifelhaften, dreischichtigen, durch Pyramidenzellen charakterisirten **Hirnrinde**, an welche nun bei allen folgenden höheren Formen bis zum Menschen hinauf die psychischen Functionen geknüpft erscheinen [2]). Wo letztere bei den Anamnia zu suchen sind, bleibt weiteren experimentellen Versuchen vorbehalten, doch wird es sich dabei im Wesentlichen um das

---

[1]) Die Entwicklungsgeschichte des Gehirnes der Gymnophionen weicht wesentlich von derjenigen der Urodelen ab; indem es Stadien durchläuft, welche Embryonalstadien höherer Wirbelthiere nahe kommen. Diese Annäherung wird aber mit Beginn des Larvenlebens wieder verwischt, und das Gehirn beginnt sich in Anpassung an die neuen Lebensbedingungen weiter zu verändern. Diese Auffassung gründet sich auf die bei der Beugung der Hirnachse sich abspielenden Processe: Vorwölbung des Mittelhirns, die Nackenbeuge, die scharfe Knickung der Brückenbeuge. Im Gegensatz dazu fehlt bei Urodelen die Nackenbeuge ganz, die Brückenbeuge ist sehr schwach, und das Mittelhirn behält seinen rückenmarksähnlichen Querschnitt bei.

Für das Gymnophionenhirn sind ausserdem noch folgende Punkte charakteristisch: Ursprünglichkeit des Zwischenhirndaches, die Abschnürung der Lobi olfactorii, die reiche Ausstattung mit Plexus aller Art. Alles dies wird bei den Urodelen vermisst; sie erscheinen in all diesen Punkten als eine einförmige Gruppe; die Entwicklung verläuft sehr einfach. Gleichwohl aber fehlt es zwischen dem Gymnophionen- und Urodelengehirn nicht an weitgehenden Aehnlichkeiten (R. BURCKHARDT).

[2]) Vgl. übrigens die Monographie R. BURCKHARDT's, worin eine andere Auffassung vertreten ist. B. behauptet nämlich, dass „die Hirnrinde keine Neubildung ist, die mit den Reptilien beginnt, sondern dass sie schon da abgegliedert wird, wo überhaupt eine Sonderung der Zellen in Schichten stattfindet, also innerhalb der Selachier.“ — Als älteste Form der Grosshirnzellen betrachtet B. diejenige des Lobus hippocampi, welcher Lappen nach dem früher Mitgetheilten als eine der ältesten, schon bei Anamnia auftretenden Grosshirnvorwölbungen zu betrachten ist.

Mittel- und Hinterhirn handeln (vergl. die Experimente von J. Steiner).

Bei allen Reptilien zeigen sich die Hemisphären gut entwickelt, wie denn überhaupt die ganze Gehirnorganisation auf eine höhere Stufe hinweist. Dies gilt ganz besonders auch bezüglich der in manchen Fällen (Hatteria, Crocodilier und Chelonier) deutlichen Ausprägung eines Lobus hippocampi, sowie bezüglich der Fasersysteme, auf die ich z. Th. früher schon aufmerksam gemacht habe. Ich habe dabei auch die Fornixbildung im Auge und will hier noch beifügen, dass zugleich mit ihr bei Reptilien die Ammonsformation mit dem zugehörigen Plexus chorioideus deutlicher in die Erscheinung tritt, als bei Anamnia. Ein zweites wichtiges Fasersystem verknüpft dorsale Rindenpartieen mit caudal gelegenen Theilen; es zieht an der medialen Hemisphärenwand dahin, liegt später dorsal von den Pedunculi cerebri und gelangt wahrscheinlich zum Thalamus. Bei Vögeln, wo es mächtig entwickelt ist, ist dasselbe längst bekannt und heisst hier Bündel der sagittalen Scheidewand (Edinger). Zur besseren Erläuterung lasse ich umstehend zwei Abbildungen folgen, welche das Frosch- und Hatteriagehirn im Sagittalschnitt zeigen (Fig. 184). Dieselben ermöglichen auch einen Einblick in das Ventrikelsystem.

Auch darin spricht sich der höhere Entwicklungstypus des Reptiliengehirnes aus, das ssich die einzelnen Partieen mehr übereinander thürmen. Letzteres tritt am meisten hervor bei Agamen und Ascalaboten, weniger stark bei Schlangen, Schildkröten und Crocodiliern. Wer mit der Anatomie des Schädels vertraut ist, wird sich alles dies gut erklären können, und ich verweise deshalb auf jenen Passus der Einleitung zum Kopfskelet, wo ich von einer interorbitalen Einschnürung des Schädelrohres gehandelt habe.

Wie überall, so liegt auch hier im ventralen Bezirk der Vorderhirnaussenwand das Stammganglion, doch variirt dasselbe stark nach Form und Ausdehnung und zeigt weitere Differenzirungen angebahnt. Bei Hatteria, die ja bekanntlich auch in ihrem Skelet manche Anklänge an die Amphibien besitzt, erinnert es übrigens noch an die Verhältnisse der Urodelen. Die Grosshirnschenkel, auf die ich schon beim Fischgehirn hingewiesen habe, sind als strahlende Faserzüge deutlich zu erkennen. Ihre Elemente sind markhaltig.

Ein Lobus olfactorius kann deutlich ausgeprägt sein oder äusserlich ganz fehlen; in der Regel findet sich ein, auf den lang ausgezogenen Tractus olfactorii sitzender Bulbus olfactorius, aus welchem die Riechfäden entspringen (vergl. Fig. 185, 186).

Das Zwischenhirn ist stets in die Tiefe gesenkt und von der Dorsalseite kaum oder gar nicht sichtbar. Dagegen entwickelt es ein deutliches Infundibulum, sowie eine Epiphyse und ein Parietalorgan, von denen gleich weiter die Rede sein wird.

Das Mittelhirn, von dem die Tractus optici ausstrahlen, stellt immer einen starken, paarigen[1]) oder gar vierfachen Abschnitt dar, und das Hinterhirn lässt eine dickere Mittel- und zwei

[1]) Dass es sich hier bereits um die Anlage eines hinteren Paares von Vierhügeln im Sinne der Mammalia handelt, habe ich schon vor längerer Zeit nachgewiesen. Das Prioritätsrecht kommt also mir und nicht Bellonci zu.

lappen- oder flügelartige Seitenpartieen unterscheiden. Das Hinterhirn legt sich häufig klappenartig eine Strecke weit über die Rautengrube und erreicht seine grösste Entwicklung bei Crocodiliern. Bei vielen Reptilien, so vor Allem bei Sauriern, zeigt es den Amphibien gegenüber nur sehr unerhebliche Fortschritte und steht dadurch in schroffem Gegensatz zu dem gewaltigen Hinterhirn der meisten Fische.

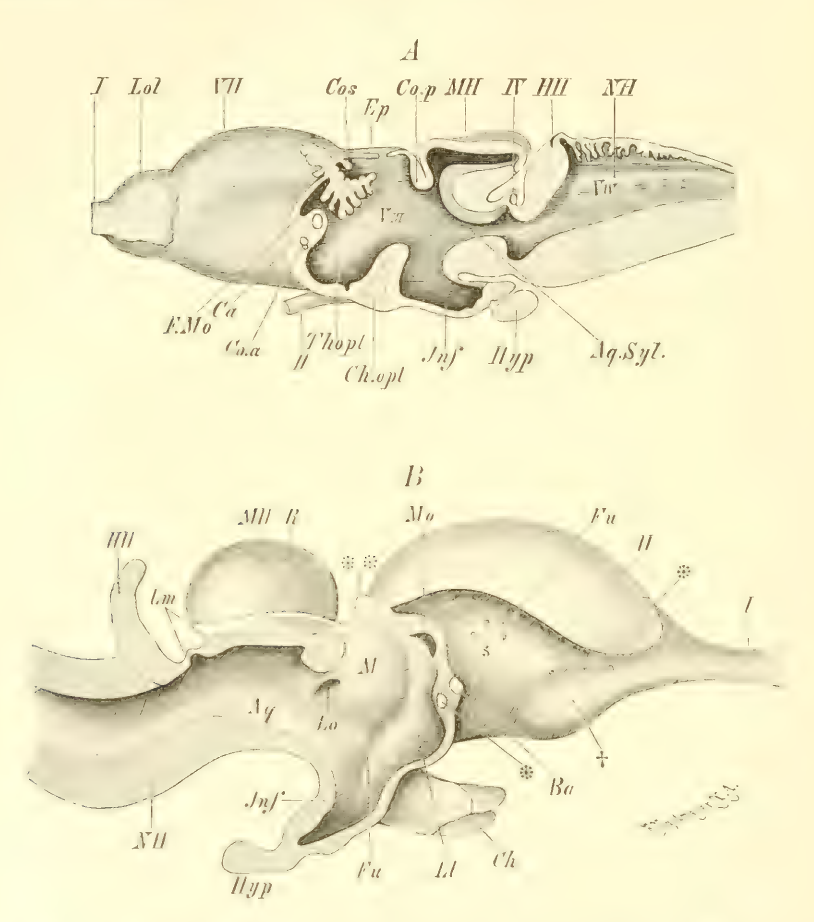


Fig. 184. **A** Sagittalschnitt durch das Gehirn von Rana. **B** Derselbe Schnitt durch das Gehirn von Hatteria punctata. (**A** nach H. F. Osborn.) Ansicht der Ventrikelhöhlen. *VH*, *MH*, *HH*, *NH* Vorder-, Mittel-, Hinter- und Nachhirn, *H* Hemisphäre des Vorderhirnes von Hatteria, welche medianwärts eine von zahlreichen Gefässlöchern (*s*) durchbohrte Furche (*Fu*) besitzt; dieselbe grenzt bei * das Vorderhirn gegen den Tractus olfactorius ab, † Hauptwurzel desselben, *Lol* Lobus olfactorius, *I*, *II*, *IV* Ursprünge des N. olfactorius, opticus und trochlearis, *Ep*, ** abgeschnittene Epiphyse, *Ch.opt* und *Ch* Chiasma nervorum opticum, *Lt* Lamina terminalis, *Co.a* Commissura anterior; dieselbe ist bei Hatteria durch ein * dargestellt, *Ba*, *Ca* Balken (Corpus callosum), darüber ist das Foramen Monroi [*F.Mo* und *Mo*], dorsalwärts davon liegt im Froschgehirn der lappige (weiss gehaltene) Plexus chorioideus, *Cos* Commissura superior, *Co.p* Commissura posterior, *VIII*, *VIV* dritter und vierter Ventrikel, *Th.opt*, *M* Thalamus opticus. An der lateralen Wand des III. Ventrikels von Hatteria liegt eine Oeffnung (*Lo*) und eine Furche (*Fu*), *Aq* und *Aq.Syl.* Aquaeductus Sylvii, *Inf* Infundibulum, *Hyp* Hypophyse.

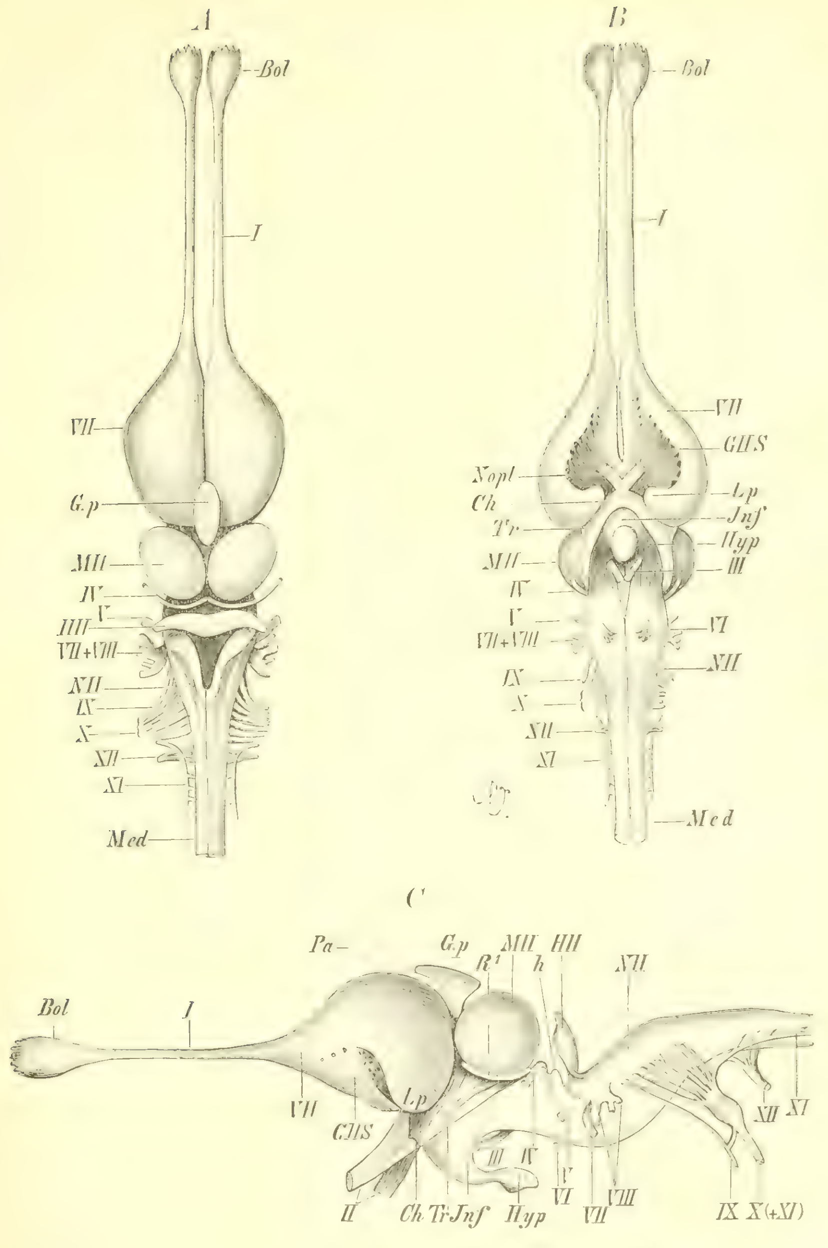


Fig. 185. Gehirn von Hatteria punctata. **A** dorsale, **B** ventrale, **C** Profilansicht. *VH* Vorder-, *MH* Mittel-, *HH* Hinter-, *NH* Nachhirn, *Med* Medulla, *I—XII* erster bis zwölfter Hirnnerv, *Bol* Bulbus olfactorius, *GHS* Grosshirnschenkel (Pedunculi cerebri) *Lp* lappenartiger Vorsprung des Grosshirns (Andeutung eines Lobus hippocampi), *N opt* N. opticus, *Ch* Chiasma desselben, *Tr* Tractus N. optici, *Inf* Infundibulum, *Hyp* Hypophyse, *G.p* Glandula pinealis bei *Pa* (in der Profilansicht) mit dem Parietalauge endigend; auf der dorsalen Ansicht ist die Lage der Glandula pinealis nur schematisch durch Schraffirung angedeutet, R^1 ringartige Leiste an der Basis des Mittelhirns, *h* kleiner Höcker vor dem Hinterhirn.

Auf alle Einzelheiten und die bei verschiedenen Reptilienordnungen zu beobachtenden Verschiedenheiten kann hier nicht näher

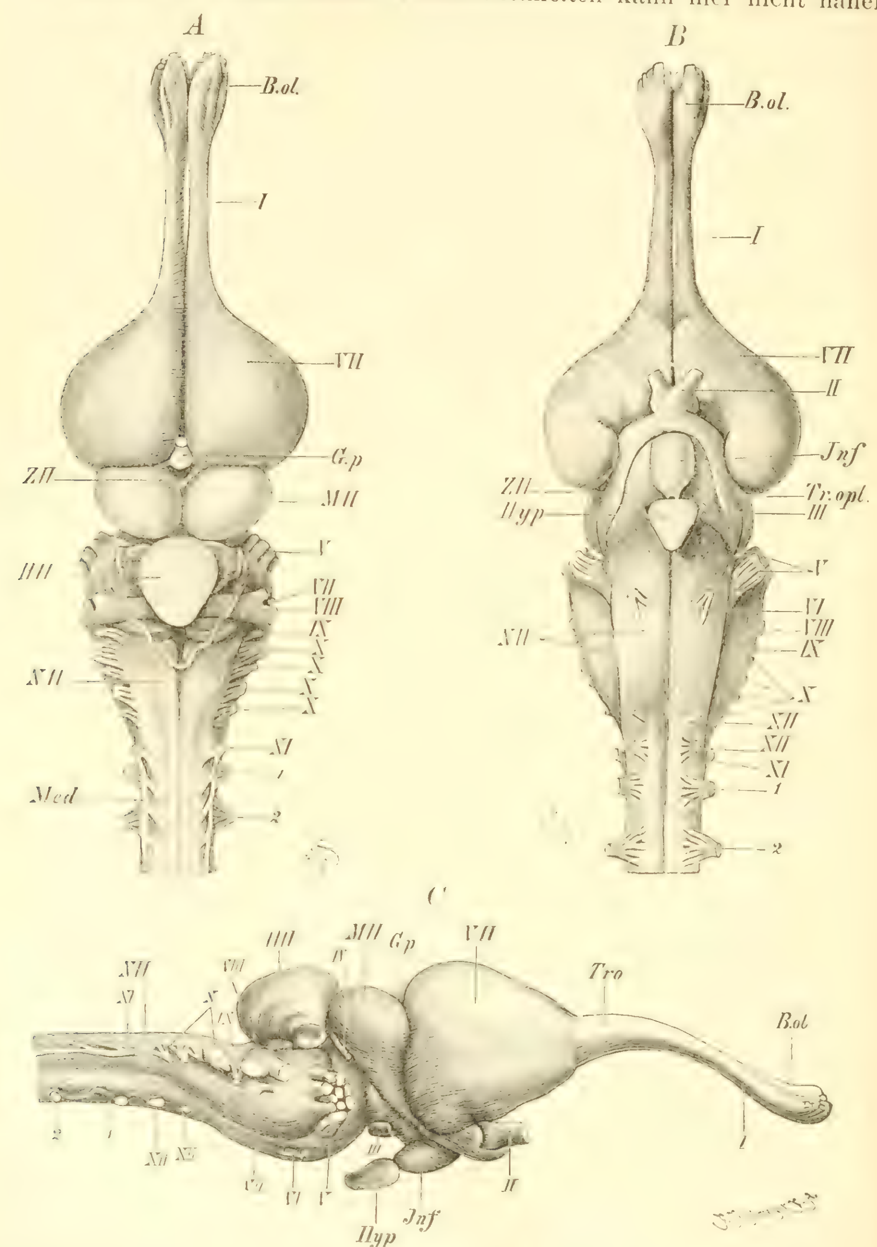


Fig. 186. Gehirn vom Alligator, **A** dorsale, **B** ventrale, **C** Profilansicht. *VH* Vorderhirn, welches hinten und basalwärts einen den Tractus N. optici theilweise überlagernden Lobus hippocampi erzeugt, *ZH* Zwischenhirn, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn. *I*—*XII* erster bis zwölfter Hirnnerv. 1, 2 erster und zweiter Spinalnerv. *B.ol* Bulbus olfactorius, *Tro* Tractus olfactorius, *G.p* Glandula pinealis, *Tr.opt* Tractus opticus, *Inf* Infundibulum, *Hyp* Hypophyse, *Med* Medulla spinalis.

eingegangen werden; ein Punkt aber, durch welchen das Gehirn der Saurier primitivere Charaktere aufweist als dasjenige aller übrigen Vertebraten, ja selbst als das der Cyclostomen, erfordert eine besondere Besprechung, ich meine das sogenannte Pineal- oder Parietalorgan, von welchem früher schon die Rede war, und welches unterhalb jener Stelle im Schädeldach zu suchen ist, wo sich das „Scheitelloch" befindet (vergl. den Schädel). Entgegen der am meisten verbreiteten Auffassung, dass dasselbe aus einer Differenzirung der Epiphysis (Glandula pinealis) hervorgehen soll, kann es nach den Untersuchungen Leydig's und Béraneck's nicht mehr zweifelhaft sein, dass man beide Organe in der ganzen Wirbelthierreihe genau auseinander zu halten hat. Allerdings gehen beide aus einem und demselben Mutterboden, nämlich aus dem Dach des Zwischenhirnes, hervor, allein es handelt sich gleich von Anfang an um die Anlage zweier getrennter, blasenförmiger Ausstülpungen, einer vorderen und einer hinteren. Aus ersterer geht das Pineal- oder Parietalorgan („Parietalauge"), aus der letzteren die eigentliche Epiphyse, der Zirbelschlauch, hervor. Auf Grund dieses Verhaltens kann es auch nicht befremden, dass der für das Parietalorgan bestimmte Nerv ein vom Zirbelschlauch gänzlich unabhängiges Gebilde darstellt, welches das Organ mit dem Gehirn direct verbindet. Strahl und Martin, sowie neuerdings auch Béraneck haben jenen Nerven, welcher aber schon während der Ontogenese wieder atrophirt, auf das Ueberzeugendste bei der Blindschleiche nachgewiesen und dabei auf die irrige Auffassung Leydig's, welcher die Existenz eines Nerven in Abrede stellte, hingewiesen.

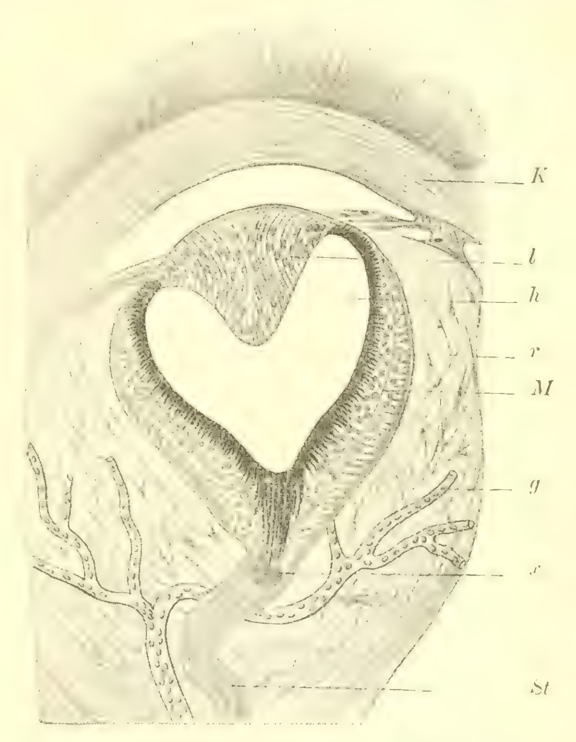


Fig. 187. Längsschnitt durch die Bindegewebskapsel mit dem Pinealauge von Hatteria punctata. Schwach vergrössert. Nach Baldwin Spencer. Der vordere Theil der Kapsel füllt das Scheitelloch (Foramen parietale) aus. *K* bindegewebige Kapsel; *l* Linse; *h* mit Flüssigkeit gefüllte Höhle des Auges; *r* retinaähnlicher Theil der Augenblase; *M* Molecularschicht der Retina; *g* Blutgefässe; *x* Zellen im Stiel des Pinealauges; *St* dem Sehnerv vergleichbarer Stiel des Pinealauges.

Während man nun über die Zirbeldrüse der Vertebraten, wie früher schon erwähnt, in physiologischer Hinsicht noch keine klare

Kenntniss besitzt, bietet das Parietalorgan unverkennbare Spuren eines Sinnesorganes, eines unpaaren, rudimentären Sehorganes dar, welches im Laufe der Phylogenese Hand in Hand mit dem sich immer mehr solidificirenden Schädeldach allmählich der Rückbildung unterlag.

Was den feineren histologischen Bau des Parietalorganes bei den Sauriern und Blindschleichen betrifft, so kann sich die obere Wand zu einer in manchen Fällen linsenartig geformten, durchsichtigen, epithelialen Platte verdicken, während der Hintergrund der (häufig abgeplatteten) Epiphysenblase von einer mehrschichtigen „Retina“ eingenommen wird. Beide entstehen also in voller Continuität aus einem und demselben Mutterboden, d. h. aus der Wand der Sehblase; erst später in der Entwicklung kann es zu einer mehr oder weniger deutlichen Abgrenzung der „Linse“ von der „Retina“ kommen (Béraneck). An der Aussenseite wird das Organ von einer bindegewebigen Kapsel umgeben.

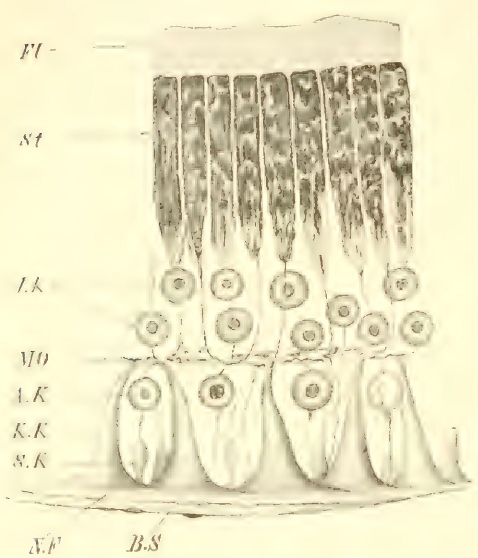


Fig. 188. Schnitt durch die Retina von Hatteria punctata. Nach W. B. Spencer. *Fl* Flüssigkeit im Innern der Augenblase, *St* dem Centrum der Augenblase zugekehrte Stäbchenzellen, von Pigment umgeben, *J.K* innere kugelförmige Elemente (Körner), *MO* Moleculare Schicht, *A.K* kegelförmige —, *S.K* spindelförmige Elemente, welche beide mit Nerven in Verbindung stehen, *N.F* Nervenfaserschicht, *B.S* Bindegewebsschicht, welche das Parietalauge nach aussen (gegen das Foramen parietale) abgrenzt.

In seinem ganzen Verhalten ist es bei Lacerta und Anguis ungleich einfacher als bei Hatteria, und dies gilt namentlich für die Structur der Retina [1]).

In vielen Fällen bleibt die über dem Parietalauge liegende Hautpartie, sowie das darunter befindliche Binde- und Duralgewebe pigmentlos, ja zuweilen ist es so hell und durchsichtig, dass man von einer Art von Cornea sprechen kann. Dies berechtigt zur Annahme, dass die Function des Organes auch heute noch nicht vollständig erloschen ist (Wiedersheim). Spuren eines „Glaskörpers“ sind von Owsiannikow nachgewiesen [2]).

[1]) Auch bei Schlangen-Embryonen (Pelias berus) scheinen Spuren des Pinealauges mit Linse und Pigment vorzukommen (Hanitsch).

[2]) Nach Selenka findet sich bei den Embryonen verschiedener Wirbelthiere (Selachier, Reptilien, Marsupialier und wahrscheinlich bei allen Vertebraten) ein unpaarer dorsaler Anhang des secundären Vorderhirnes, dessen Deutung noch nicht gelungen ist. Nach den Untersuchungen Béraneck's ist es, entgegen einer Hypothese Selenka's, nicht wohl als Sinnesorgan zu deuten. In seiner Entwicklung erinnert dieses Organ („Paraphysis“) ganz an die Epiphysis, indem es sich aus der oberen Hirnwand in Gestalt eines Bläschens ausstülpt und zu einem hohlen Schlauch auswächst. Selenka schlägt dafür den Namen „Stirnorgan“ oder Paraphysis vor.

Während die Epiphysis nach vorne zu wächst, wächst die ontogenetisch viel später entstehende Paraphysis nach hinten, und schiebt sich, nachdem einmal die

Vögel.

Bei Vögeln entwickelt sich das Stammganglion des Vorderhirns zu einer bei keiner anderen Thierart erreichten relativen Grösse,

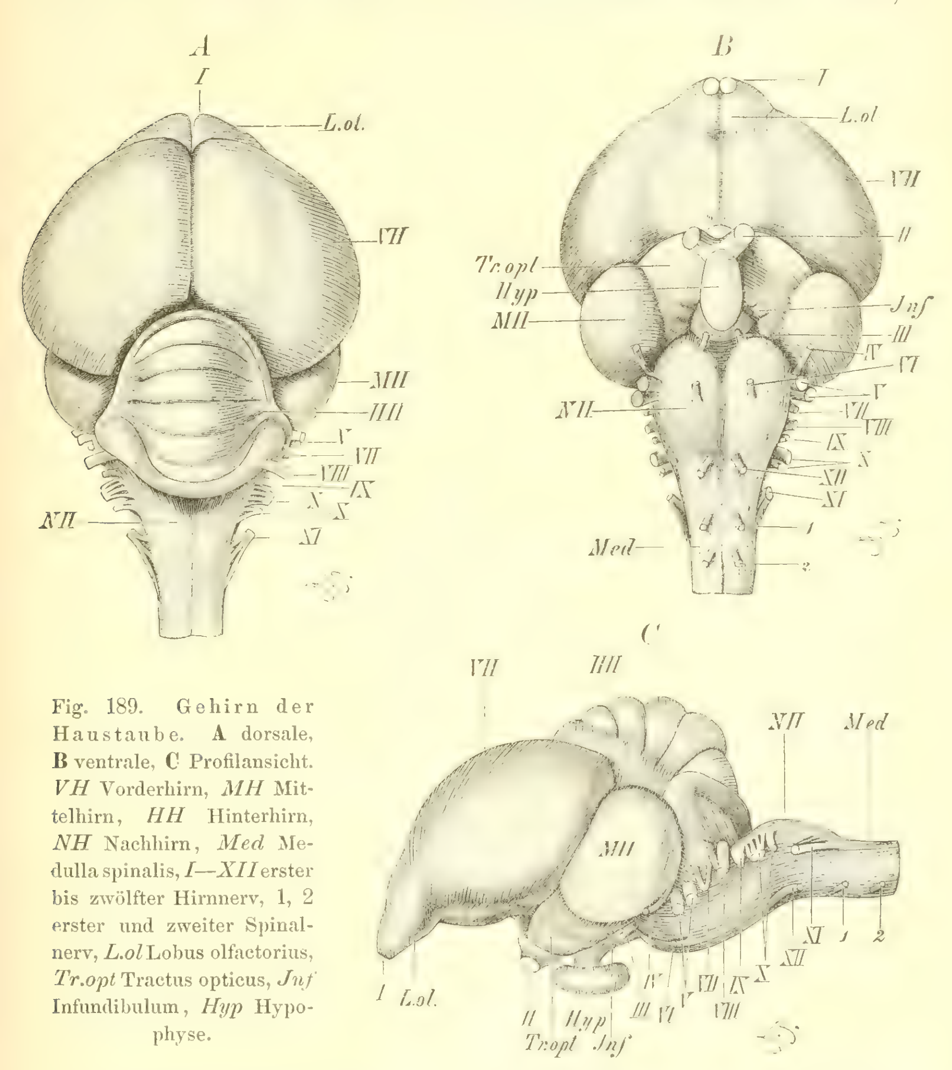


Fig. 189. Gehirn der Haustaube. **A** dorsale, **B** ventrale, **C** Profilansicht. *VH* Vorderhirn, *MH* Mittelhirn, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *Med* Medulla spinalis, *I—XII* erster bis zwölfter Hirnnerv, 1, 2 erster und zweiter Spinalnerv, *L.ol* Lobus olfactorius, *Tr.opt* Tractus opticus, *Inf* Infundibulum, *Hyp* Hypophyse.

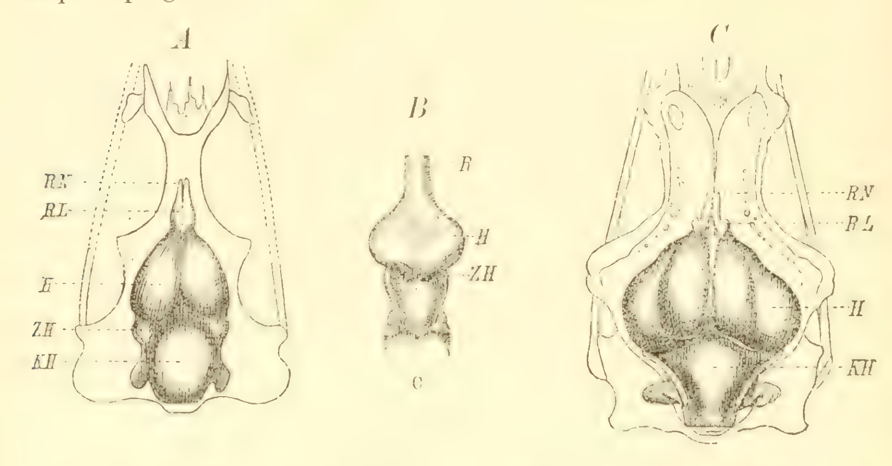
während die Rindenformation den Reptilien gegenüber keinen wesentlichen Fortschritt aufweist. Im Innern des Stammganglions entstehen

---

Epiphysis in der Epidermis fixirt ist, unter letztere hinunter, sodass jetzt das Scheitelauge auf der Paraphysis wie auf einem Polster aufruht. Bis zur Embryonalreife bleibt der epitheliale Paraphysenschlauch hohl und in offener Verbindung mit der Hirnhöhle. Ueber die postembryonale Umbildung ist bis jetzt nichts bekannt. Wahrscheinlich handelt es sich dabei um eine Betheiligung an der Adergeflechtbildung.

So existiren also bei Sauriern und gewissen anderen Vertebraten drei an der Hirndecke sich entwickelnde Ausstülpungen, wovon aber nur die hinterste mit Sicherheit auf ein ursprüngliches Sinnesorgan zu beziehen ist (Parietalorgan).

neue Zellgruppen und Faserstränge, während daneben die uns schon von den Fischen her bekannten Pedunculi cerebri fortbestehen. Ueber das Markbündel der sagittalen Scheidewand, sowie über das Corpus callosum und den Fornix vergl. das Amphibienresp. Reptilgehirn.



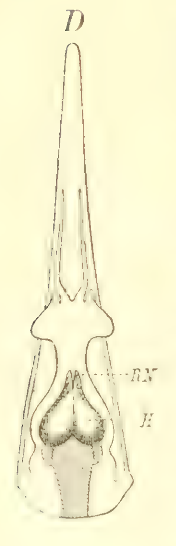
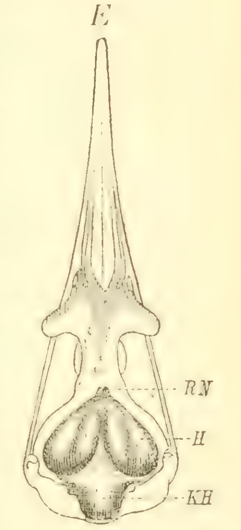


Fig. 190. A Gehirn des Hesperornis regalis, B des Alligators, C des Colymbus torquatus, D des Ichthyornis victor, E der Seeschwalbe (Sterna cantiaca). Sämmtliche Figuren nach MARSH. *RL* Riechlappen, *RN* Riechnerven (*R*), *H* Hemisphären, *ZH* Zwischenhirn, *KH* Kleinhirn.



Die bei gewissen Reptilien schon angebahnte Uebereinanderlagerung der einzelnen Hirntheile ist hier durch die gewaltige Grösse des Vorderhirnes resp. dessen Stammganglions noch viel weiter gediehen, sodass die weiter nach hinten liegenden Partieen zum grössten Theil überlagert werden und basalwärts rücken. Das Hinterhirn allein bleibt in seiner vollen Ausdehnung unbedeckt und verschliesst nach rückwärts die Rautengrube. Es besteht aus einer schon bei Reptilien angedeuteten, starken, wurmartig gekrümmten Mittel- und aus zwei nach Form und Grösse ungemein schwankenden Seitenpartieen (Flocculi).

Das Mittelhirn[1]) ist in seinen beiden Hälften auseinander- und nach abwärts gerückt, sodass diese, dem Chiasma der enormen Sehnerven sich nähernd, seitlich in die vom Vorder-, Hinter- und Nachhirn begrenzte Bucht zu liegen kommen. Lobi olfactorii sind da, wo sie überhaupt vorkommen, nur schwach entwickelt.

[1]) Am Mittelhirn lässt sich eine dem hinteren Vierhügelpaar der Säugethiere entsprechende Partie nachweisen.

Die Glandula pinealis kann in Folge der starken Volumsentfaltung des Vorderhirns ihre Lage ändern, indem sie bei manchen Vögeln nicht mehr nach vorne, sondern nach oben und etwas nach hinten gerichtet ist. Ihre Wände sind zum grössten Theil in Bindegewebe umgewandelt, doch haftet ihr distales Ende immer noch an der Dura mater. Im Innern zeigt das Organ deutlich einen epithelialen, tubulös-drüsigen Charakter, ist reichlich von fibrösem Gewebe durchwachsen und reichlich vascularisirt. Wie überall an der Epiphysis cerebri, so kann man auch an derjenigen der Vögel eine voluminösere distale und eine stielartig ausgezogene proximale Partie unterscheiden. Letztere sitzt dem Dache des Zwischenhirnes auf, und dieses liegt mit seiner mittleren und vorderen Partie zwischen das Mittelhirn eingekeilt.

Entsprechend der steil aufsteigenden Schädelbasis nimmt auch die Längsachse des Gehirns eine so steile Richtung an, dass sie mit der von der Schnabelspalte nach hinten gezogenen Kopflängsachse fast einen rechten Winkel beschreibt. Die der Kreideperiode angehörigen Zahnvögel, mit Hesperornis an der Spitze, besassen ein sehr kleines Gehirn, beziehungsweise sehr kleine Hemisphären. Ihr Gehirn steht demjenigen recenter Reptilien (Alligator) ungleich näher als demjenigen irgend eines heute lebenden Vogels. Die Lobi olfactorii, welche, wie wir oben sahen, bei den Vögeln nur eine sehr untergeordnete Rolle spielen, waren bei den Zahnvögeln stark ausgebildet. Die Riechnerven durchbrechen zwei Löcher, um in die Nasenhöhle zu gelangen. Der Sehnerv und das mit deutlichen Flocculi versehene Hinterhirn waren sehr stark.

Säuger.

Bei Säugern wird die bei Sauropsiden noch so unvollständige Rindenlage des Vorderhirnmantels zu einem mächtigen, (unter Umständen) vielgefalteten Ueberzug des ganzen Gehirns. Zahlreiche Säuger besitzen übrigens noch glatte Hemisphären. Das embryonale Organ hat mit dem der Reptilien und Vögel grosse Aehnlichkeit, später aber gewinnt es durch den hohen Differenzirungsgrad des Mantels einen durchaus eigenartigen Charakter. Der Mantel überdeckt die phyletisch älteste basale und mediale Zone des Vorderhirns und überlagert, nach hinten auswachsend, allmählich einen grossen Theil oder gar alle der caudalwärts liegenden Hirntheile.

Für das Zustandekommen der Faltung der Mantelzone fehlt bis jetzt eine vollkommen befriedigende Erklärung.

Aus der Rinde kommt eine sehr grosse Menge von Fasern, der Stabkranz. Ihre Zahl ist beim Menschen die relativ höchste, bei niederer stehenden Säugethieren eine geringe, und bei manchen, den Nagern z. B., eine sehr kleine. Ausserdem aber hat sich in der Rinde selbst ein reiches Fasernetz entwickelt, welches alle Theile derselben untereinander verknüpft. Andere mächtige Bündel durchziehen die Hemisphären, einzelne Gebiete ihres Mantels mit anderen verbindend. Auch das Commissurensystem hat sich bedeutend weiter entwickelt, und es ist namentlich die Mantelcommissur, der Balken, entsprechend der Ausdehnung des Mantels, ein mächtiges Gebilde geworden. Man darf übrigens nicht glauben, dass dieses Verhalten plötzlich und sprungweise erreicht worden ist, sondern der

Process vollzog sich nur ganz allmählich, von Stufe zu Stufe, bis zu den Primaten hinauf. Dies beweisen die Monotremen, Marsupialier und Edentaten, indem sie neben einer äusserst geringen Balkenanlage auch noch eine Reihe anderer niederer Merkmale besitzen, welche für ein Stehenbleiben des Gehirns auf einer niederen Entwicklungsstufe sprechen. Aehnliches gilt auch noch für das Gehirn der Nager, Insectivoren und gewisser Chiropteren.

Fornix und Ammonswindung erreichen eine viel höhere Entwicklungsstufe. In der Commissura anterior gelangen die die Schläfenlappen verbindenden Fasern zu kräftiger Entfaltung, während der bei Reptilien und Amphibien vorherrschende Riechnervenantheil zwar noch deutlich nachweisbar bleibt, aber bei den Primaten z. B. doch stark gegen die übrigen in dieser Commissur liegenden Fasern zurücktritt.

Es ist das Verdienst Broca's und namentlich Turner's, auf die wichtigen Beziehungen des Verhaltens der Riechcentren zum übrigen Gehirn und vor allem zum Lobus hippocampi als einen fundamentalen Punkt für die Beurtheilung des Säugethiergehirnes hingewiesen zu haben. Nach diesen Forschern müssen gerade die basalen Theile des Vorderhirns in erster Linie für die Vergleichung herangezogen werden, während die Windungen und Furchen wohl innerhalb der Ordnungen und Familien eine bemerkenswerthe Rolle spielen, für die Vergleichung der Ordnungen unter sich aber nicht in ausgiebigerem Masse verwendet werden können. Aus diesem Grunde wurde auch dem Gyrus hippocampi und den olfactorischen Centren bei den niederen Vertebraten (siehe die vorhergehenden Capitel) eine genaue Beachtung geschenkt.

Das Stammganglion wird von den aus dem Mantel herabkommenden Fasern umschlossen und durchbrochen (vordere Schenkel der Capsula interna der Primaten). Im Gegensatz zu dem homologen Gebilde aller unterhalb der Mammalia stehenden Wirbelthiere tritt das Stammganglion bei letzteren mehr und mehr in die Tiefe zurück und wird schliesslich zu einem, im Vergleich mit dem übrigen Gehirn, kleinen Gebilde.

Seit langer Zeit ist man gewohnt, am Säugergehirn und speciell an dem des Menschen nicht nur Gyri und Sulci[1]), sondern auch Lappen (Lobus frontalis, parietalis, occipitalis, temporalis und centralis) zu unterscheiden (vgl. Fig. 194), obgleich der Ausdruck der Wirklichkeit nicht oder doch nur sehr wenig entspricht. Mit viel grösserem Recht kann man ihn auf den Lobus olfactorius anwenden (vgl Fig. 191, 192). Dieser liegt entweder in der directen Vorwärtsverlängerung des Stirnhirns frei und offen zu Tage, oder er wird, eine Rückbildung eingehend, vom Stirnhirn überlagert (viele Wassersäugethiere und Primaten).

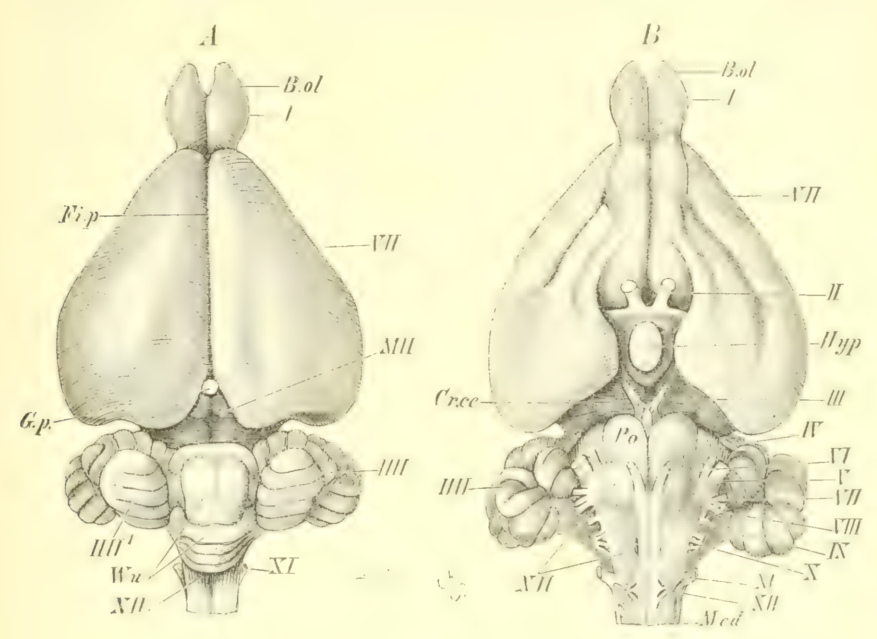
In Folge dieses Umstandes kann man osmatische, mikrosmatische und anosmatische Säuger, oder solche mit starkem und solche mit verkümmertem Riechlappen unterscheiden (vgl. das Geruchsorgan).

---

[1]) Bezüglich des Windungstypus verweise ich auf Fig. 192 und 194. Genaueres hierüber findet sich in meinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Vgl. übrigens auch die Einleitung in das Capitel über das centrale Nervensystem, sowie das im Literaturverzeichniss aufgeführte Werk von W. Turner.

Mit dem gewaltigen Auswachsen des Grosshirns differenzirt sich auch der Seitenventrikel in mehrere Unterabtheilungen, welche man als Vorder-, Hinter- und Unterhorn bezeichnet[1]).

Das Mittelhirn (Corpus bigeminum), welches durch eine Kreuzfurche in vier Hügel zerlegt wird[2]), stellt den niedrigen



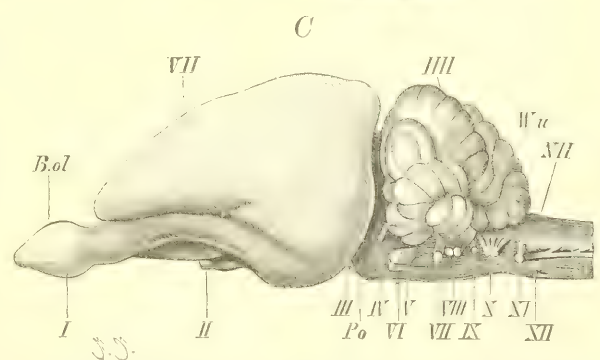
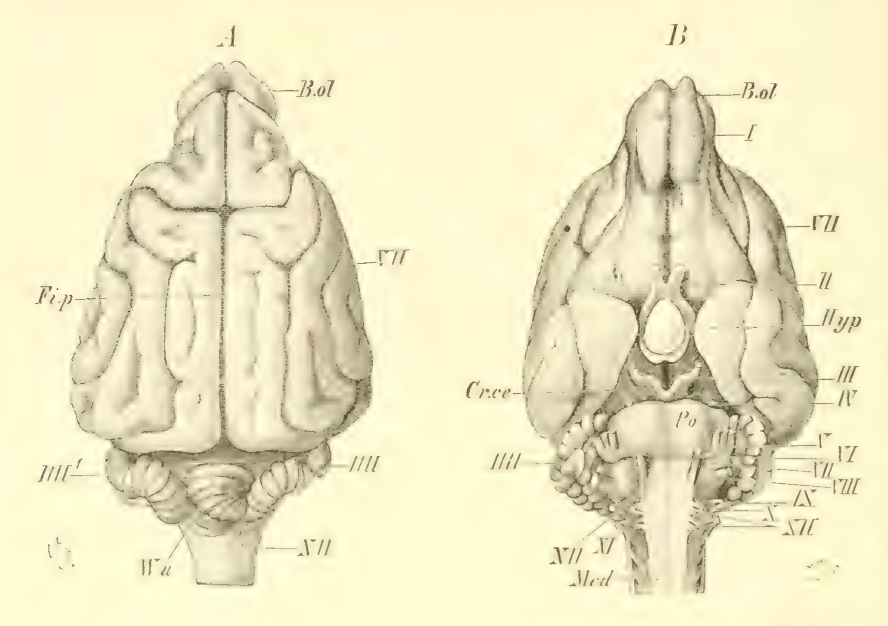


Fig. 191. Gehirn des Kaninchens. A dorsale, B ventrale, C Profilansicht. *VH* Vorderhirn, *MH* Mittelhirn, *HH*, *HH*¹ Seitentheile (Hemispären) des Hinterhirns, *Wu* mittlerer Abschnitt des Hinterhirnes (Wurm), *NH* Nachhirn, *Med* Medulla spinalis, *G.p* Glandula pinealis, *Hyp* Hypophyse, *Po* Gegend der Brücke (Pons), *Cr.ce* Crura cerebri, *Fi.p* Fissura pallii (Mantelspalte), *B.ol* Bulbus olfactorius, aus welchem der Nervus olfactorius entspringt. *I—XII* erster bis zwölfter Hirnnerv.

[1]) Ueber das Ventrikelsystem im Allgemeinen vgl. die Einleitung zum centralen Nervensystem.

[2]) Auf dem vorderen Paar der Vierhügel ruht die Zirbel, welche sich bei Säugern von ihrem ursprünglichen Verhalten sehr weit entfernt. Erstens ist sie in postembryonaler Zeit unter die Hemisphären des Vorderhirns ganz hinabgerückt resp. von ihnen nach hinten umgelegt und so also ausser allem Contact mit den Schädeldecken und Hirnhüllen gesetzt; zweitens ist sie zu einem rundlich-ovalen oder auch mehr platten, aus compactem, epithelialem Gewebe bestehenden und mit sogenanntem Hirnsand angefüllten Säckchen umgebildet. Sie bleibt übrigens durch zwei nach vorne laufende, starke Stiele, die sogenannten Pedunculi epiphyseos s. conarii, mit ihrem

Vertebraten gegenüber nur einen sehr kleinen Hirnabschnitt dar, wogegen das Hinterhirn (Cerebellum) kräftig ausgeprägt ist. Der von den Reptilien an sich kundgebende Zerfall desselben in einen mittleren und zwei seitliche Abschnitte tritt bei den Säugethieren noch viel stärker hervor. Jener wird hier zum sogenannten Wurm



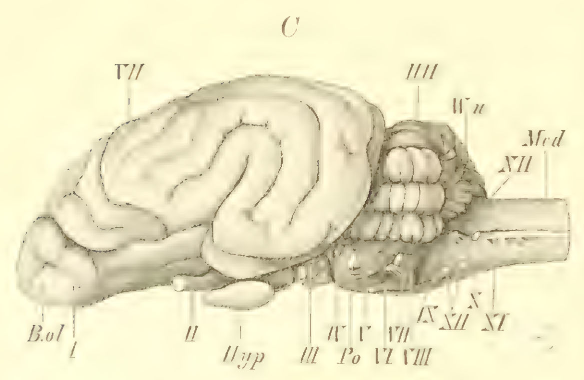


Fig. 192. Gehirn eines Hühnerhundes. **A** dorsale, **B** ventrale, **C** Profilansicht. *VH* Vorderhirn, *HH*, *HH*[1] Seitentheile (Hemisphären) des Hinterhirns, *Wu* mittlerer Theil (Wurm) des Hinterhirns, *NH* Nachhirn, *Med* Medulla spinalis, *Fi.p* Fissura pallii (Mantelspalte), *Cr.ce* Crura cerebri, *Hyp* Hypophyse, *Po* Brückengegend, *B.ol* Bulbus olfactorius, aus welchem die Filamenta olfactoria (Riechnerv) entspringen, *I—XII* erster bis zwölfter Hirnnerv.

(Vermis), diese dagegen entwickeln sich bei höheren Typen zu den Kleinhirnhemisphären. Mit der Herausbildung der letzteren tritt aber noch eine weitere, grosse Commissur zwischen ihnen auf, nämlich die **Brücke (Pons)**. Sie umschlingt, ventralwärts ausstrahlend, das Nachhirn, d. h. die Medulla oblongata, kummetartig und verhält

Mutterboden, dem Zwischenhirn, d. h. den medialen Flächen der Sehhügel (Stria medullaris), verbunden. Die zwischen jenen liegende vordere Wand des ursprünglichen Zirbelschlauches ist bindegewebig umgewandelt.

In den Pedunculi epiphyseos allein persistirt zeitlebensdie Nervensubstanz.

sich in ihrer Entwicklung proportional zu der höheren oder tieferen systematischen Stellung des betreffenden Säugethieres.

Weitere Fasersysteme werden als Crura medullae ad cerebellum, Crura cerebelli ad cerebrum und als Crura s. pedunculi cerebri bezeichnet (Fig. 195).

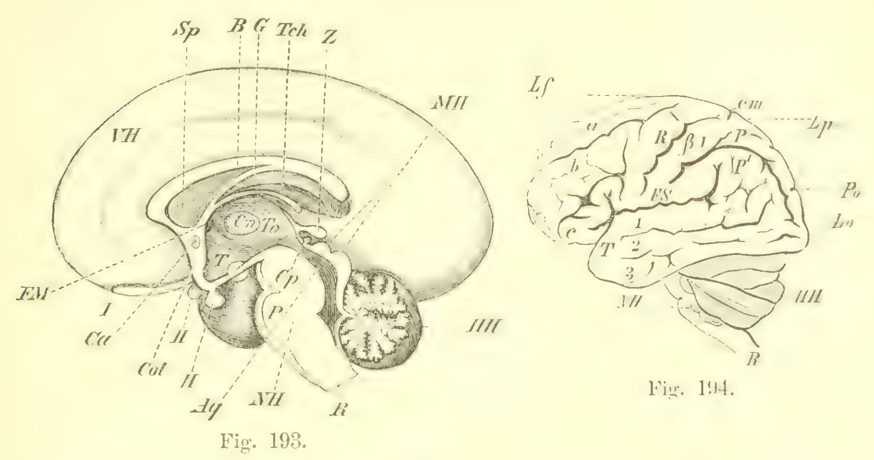


Fig. 193. Fig. 194.

Fig. 193. Gehirn des Menschen, Medianschnitt. *VH* Vorderhirn, *To* Thalamus opticus (Zwischenhirn) mit der mittleren Commissur *Cm*, *Z* Zirbel, *T* Trichter (Infundibulum), *H* Hypophyse, *MH* Mittelhirn mit dem Aquaeductus Sylvii *Aq*, nach vorne davon die hintere Commissur *Cp*, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn mit Pons *P*, *R* Rückenmark, *B* Balken, *G* Gewölbe, welches nach vorne und abwärts zu den Columellae *Col* ausläuft; vor diesen bei *Ca* die vordere Commissur, zwischen ihnen und dem Sehhügel (*To*) das Foramen Monroi *FM*, *Tch* Tela chorioidea, *I* N. olfactorius, *II* N. opticus.

Fig. 194. Hirnwindungen des Menschen, nach A. Ecker. *Lf* Lobus frontalis, *Lp* Lobus parietalis, *Lo* Lobus occipitalis, *T* Lobus temporalis, *a*, *b*, *c* oberer, mittlerer und äusserer Gyrus frontalis, *X*, *βI* vordere und hintere Centralwindung, durch den Sulcus Rolando (*R*) voneinander getrennt, *cm* an der dorsalen Hirnfläche eben noch einschneidender Sulcus calloso-marginalis, *P*, P^1 innere und äussere Scheitelwindung, beide durch die Interparietalfurche (*I*) voneinander getrennt, *Po* Parieto-occipitalfurche, *FS* Fossa Sylvii, 1—3 obere, mittlere und untere Temporalwindung, *HH* Hinterhirn, *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark.

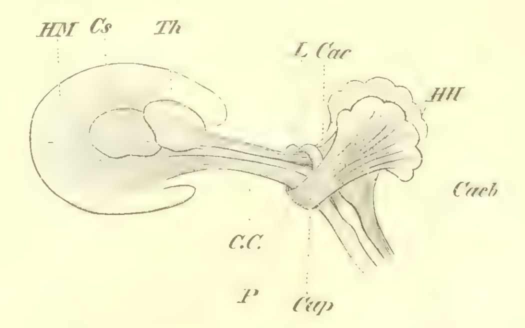


Fig. 195. Die Hauptfasersysteme des menschlichen (Säugethier-) Gehirnes, schematisch. Nach einer Zeichnung von A. Ecker. *Cacb* Crura medullae ad cerebellum, *Cap* Crura cerebelli ad pontem, *Cac* Crura cerebelli ad Corpora bigemina, *C.C.* Crura (Pedunculi) cerebri, *HM* Hemisphären, *Cs* Corpus striatum, *Th* Thalamus opticus, *L* Lemniscus, *P* Pons, *HH* Hinterhirn (cerebellum).

Zum Schluss sei noch einiger ausgestorbener, aus dem Eocän Nordamerika's stammender, Säugethier-Geschlechter Erwähnung gethan, von deren Gehirn wir uns, was die äusseren Formverhältnisse (auf Grund der vorhandenen „Steinkerne") betrifft, eine recht gute

Vorstellung verschaffen können. Jene Gehirne sowohl, wie auch das über das Gehirn der Zahnvögel Mitgetheilte werfen ein helles Licht auf die Stammesgeschichte des Vertebratengehirnes im Allgemeinen.

Das Gehirn aller jener Geschlechter, wie in erster Linie dasjenige von Dinoceras mirabile (Figur 196 D, E, F), ist durch

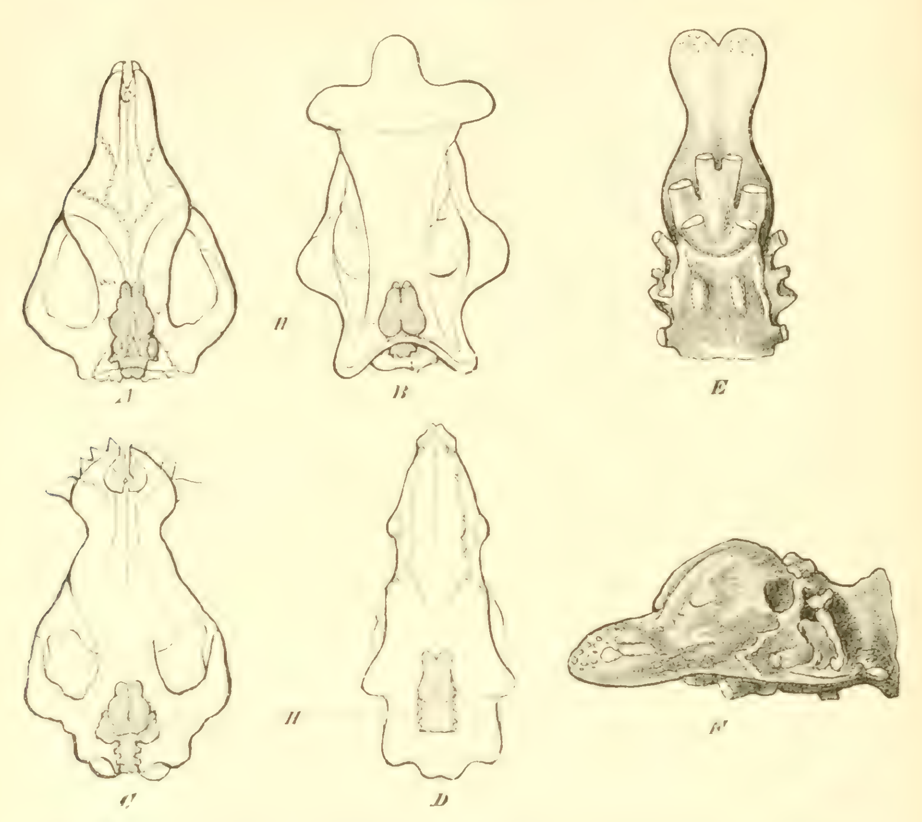


Fig. 196. Steinkerne von Gehirnen eocäner Säugethiere, nach Marsh. A Schädel mit eingezeichnetem Gehirn von Tillotherium fodiens, B von Brontotherium ingens, C von Coryphodon hamatus, D von Dinoceras mirabile, E und F ventrale und seitliche Ansicht des Gehirnes von Dinoceras mirabile.

die ausserordentliche Kleinheit charakterisirt, und dies gilt vor Allem für das Vorderhirn. Dazu kommt, dass das Hirn des obgenannten Thieres eine so auffallende Aehnlichkeit mit demjenigen der Lacertilier zeigt, dass man dasselbe ohne Kenntniss des Skeletes unbedingt für ein Eidechsengehirn erklären würde. Wie klein die Dimensionen des Dinocerasgehirnes waren, geht daraus hervor, dass man den Steinkern desselben durch den grössten Theil des Wirbelcanales frei hindurchziehen kann. Nur bei dem aus der nordamerikanischen Kreideformation stammenden, zur Gruppe der Ceratopsidae gehörigen Dinosaurier Triceratops scheint das Gehirn im Verhältniss zum Schädel noch kleiner gewesen zu sein, als bei Dinoceras, ja es war in dieser Beziehung über-

haupt das kleinste Wirbelthiergehirn. Ausserordentlich stark entwickelt waren die Riechnerven.

Das absolute Hirngewicht der Cetaceen schwankt zwischen 455 (Kogia Grayi) und 4700 g (Balaenoptera musculus), das relative zwischen $^1/_{39}$ und $^1/_{25000}$. Die Delphiniden, welche das relativ breiteste Gehirn besitzen, haben ein sehr niederes absolutes und ein sehr hohes relatives Hirngewicht. Die Wale besitzen unter allen Säugethieren die relativ und absolut grössten Vierhügel; ein Drittel bis ein Fünftel der Kleinhirnoberfläche wird vom Grosshirn bedeckt.

II. Peripheres Nervensystem.

Das periphere Nervensystem vermittelt die physiologische Verbindung der Peripherie des Körpers mit dem centralen Nervensystem in centripetaler (**sensible Nerven**) und centrifugaler Richtung (**motorische Nerven**).

Ihrer Lage nach unterscheidet man zwei Hauptgruppen von peripheren Nerven, nämlich **spinale** und **cerebrale**, d. h. solche, welche im Bereich des Rückenmarks, und solche, welche im Bereich des Gehirnes liegen. Erstere stellen leichter zu verstehende, sozusagen einfachere Bildungen dar und zeigen eine auf die dorsale[1]) und ventrale Seite des Rückenmarks gleichmässig vertheilte Anordnung, insofern man in jedem Körpersegment je ein oberes (dorsales) und ein unteres (ventrales) Paar unterscheiden kann. Die cerebralen Nerven bestehen vorwiegend aus starken Fasern und umhüllen sich beim Embryo früher mit einer Markscheide, als die dorsalen Nervenwurzeln. Sie gehören überhaupt zu den zuerst markhaltig werdenden Elementen des Rückenmarks. In den sensitiven Wurzeln finden sich feine, starke und mittelstarke Fasern. Sie umhüllen sich — und dies gilt namentlich für die zarteren Fasern — erst später mit einer Markscheide. Bezüglich der feineren histogenetischen, bei der Anlage der ventralen und dorsalen Nervenwurzeln bezw. des Spinalganglions sich abspielenden Vorgänge verweise ich auf die Einleitung zum Nervensystem.

Im Wurzelgebiet jedes dorsalen sensiblen Spinalnerven-Paares liegt ein Spinalganglion; ein solches fehlt den ventralen, motorischen Wurzeln.

Im Allgemeinen gilt nun der Satz, dass sich beide Nervenwurzeln des Rückenmarks jenseits des Ganglions miteinander vereinigen; allein Vieles spricht dafür, dass die Vorfahren der heutigen Wirbelthiere getrennte dorsale und ventrale Nerven besessen haben müssen, wie dies bei Amphioxus und den Petromyzonten heute noch der Fall ist[2]).

[1]) Die Segmentirung der dorsalen Nerven bei den Wirbelthieren ist nach J. W. van Wijhe wohl durch das Hinaufwachsen der Myotome hervorgerufen, wie dieselbe denn auch wegfallen kann, wo dieses Hinaufwachsen nicht mehr stattfindet (Trigeminus, Vagus).

[2]) Bei Bdellostoma und Myxine kommt es zu einer Vereinigung der dorsalen und ventralen Wurzeln.

Von jenem Vereinigungspunkt an theilt sich der gemeinsame Stamm wieder in einen dorsalen, ventralen und intestinalen Zweig. Ersterer geht zur Muskulatur und Haut des Rückens, der ventrale versorgt die seitlichen und ventralen Körperwände, der intestinale dagegen geht Verbindungen mit jenem Nervensystem ein, das wir oben als sympathisches bezeichnet haben.

1. Rückenmarksnerven.

Während die oberen und unteren Nerven im Allgemeinen in einer und derselben Querebene liegen, findet bei Amphioxus[1]), den Cyclostomen, Selachiern und Dipnoërn insofern eine Abweichung von dieser Regel statt, als sich mit einer asymmetrischen Verschiebung der Somiten ein alternirendes Verhalten der Nervenaustritte zwischen rechts und links verbindet, oder als immer ein vorderes Paar mit einem hinteren abwechselt. Auch bei Ganoiden trifft man noch seitliche Verschiebungen der Nervenwurzeln.

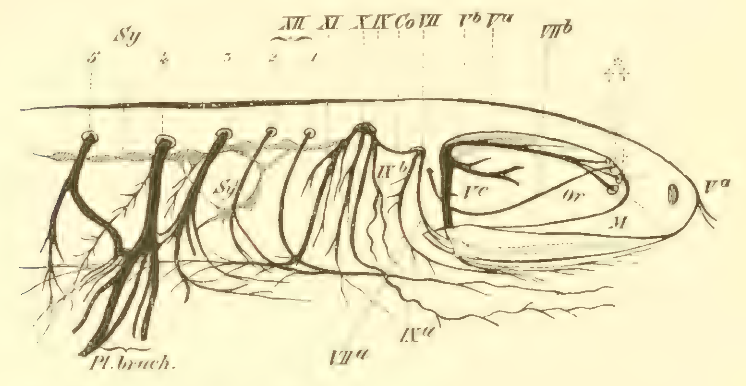


Fig. 197. Kopfnerven und Plexus axillaris von Salamandra atra. V^a R. ophthalmicus, V^b R. maxillaris, V^c R. mandibularis Trigemini. (Der R. ophthalmicus profundus trigemini ist nicht eingezeichnet; er ist aus Fig. 200 zu ersehen), †† Durchtritt des R. ophthalmicus in die Nasenhöhle, nach vorne zur Schnauze durchbrechend (V^a), *VII* Facialis, VII^a sein R. hyoideo-mandibularis, VII^b sein R. palatinus, welcher bei * in die Nasenhöhle eintritt. *Co* Verbindungsschlinge zwischen Facialis und Glossopharyngeus (*IX*), IX^a Zungenast des Glossopharyngeus, IX^b sein Schlundkopfast, *X* Vagus, *XI* Accessorius Willisii, *XII* Hypoglossus (die zwei ersten Spinalnerven). 1—5 die ersten 5 Spinalnerven, *Pl.brach.* Plexus brachialis, *Sy* Grenzstrang des Sympathicus, bei Sy^1 mit den Spinalnerven sich verbindend, *Or* Orbita, *M* Maxilla.

Während bei Fischen bezüglich der Nervenaustritte (durch die Intercalarstücke, durch die Bogen, oder zwischen denselben) die allermannigfachsten Variationen vorkommen, treten die Spinalnerven von den Amphibien an in der Regel jederseits zwischen den Bogen durch die Foramina intervertebralia hervor.

---

[1]) Bei Amphioxus alterniren die Nerven nicht nur zwischen rechts und links, sondern ein dorsaler wechselt auch stets mit einem ventralen ab, sodass ein dorsaler Nerv rechts auf denselben Querschnitt fällt mit einem ventralen links. Die beiden Hirnnervenpaare dieses Thieres sind nicht verschoben.

In ihrem ursprünglichen, indifferenten Verhalten haben wir uns die Spinalnerven so vorzustellen, dass sie sich in streng metamerer Anordnung und gleichmässigem Entwicklungsgrad am Körper verbreiten. Dieser wird, wie ich bei der Schilderung des Rückenmarkes schon angedeutet habe, durch das Auftreten von Extremitäten dahin modificirt, dass eine grössere Anzahl von Spinalnerven zu **Plexusbildungen** zusammentritt, die man ihrer Lage nach als **Pl. cervicalis, brachialis, lumbalis** und **sacralis** bezeichnet. Die Zahl der sie componirenden Nerven weist auf die an ihrem Aufbau betheiligten Körpersegmente, d. h. auf ihren polymeren Ursprung zurück (vergl. das Gliedmassenskelet. Die Stärke der Nerven steht gewöhnlich in gerader Proportion zur Entwicklung der Extremität; doch kann hier auf eine specielle Schilderung nicht eingegangen werden, und es sei nur das Allernöthigste bemerkt.

Im Gegensatz zu den Fischen, deren Plexusbildungen sich ihrer grossen Variationsbreite wegen unter keinen einheitlichen Gesichtspunkt bringen lassen, tritt von den Amphibien an durch die ganze Thierreihe hindurch eine typische Gruppirung der Aeste des Plexus brachialis auf. Man unterscheidet:

1) Nn. thoracici superiores (N. dorsalis scapulae und N. thoracicus lateralis der menschlichen Anatomie);

2) Nn. thoracici inferiores (N. subclavius, Nn. thoracici anteriores);

3) Nn. brachiales anteriores (N. medianus mit dem N. musculo-cutaneus, N. ulnaris, N. cutaneus medius und internus):

4) Nn. brachiales posteriores (Nn. subscapulares, N. axillaris und radialis).

Der Plexus lumbalis und sacralis zeigt im Allgemeinen, zumal bei Säugern, viel grössere Schwankungen als der Plexus brachialis. Die grösseren, aus jenen Plexus entspringenden Nerven werden als Obturatorius, Cruralis sowie als Ischiadicus und Pudendus beschrieben. Der Ischiadicus zerfällt an der freien Extremität in einen N. tibialis und fibularis. Die zahlreichen, individuellen Schwankungen, wie sie z. B. beim Plexus lumbo-sacralis des Menschen zu beobachten sind, beruhen auf dem Umstand, dass der Beckengürtel bis jetzt eine ungleich weniger fixirte Lage gewonnen hat als der Schultergürtel, dass er immer noch proximalwärts eine Verschiebung erfährt.

Bei Thieren, welche der Extremitäten schon lange verlustig gegangen sind, ist auch in der Regel jede Spur der betreffenden Plexusbildungen verschwunden. Dies gilt z. B. für die Schleichenlurche und den hinteren Rumpfabschnitt von Siren lacertina. Schlangen dagegen besitzen noch einen aus zwei bis drei Nerven gebildeten Plexus brachialis, welcher auf den einstigen Besitz von vorderen Extremitäten hinweist und an den Plexus brachialis der Schleichen erinnert[1]). Auch vereinzelte Reste der Schultermuskulatur sind noch nachweisbar.

Aehnlich verhält es sich auch mit der hinteren Extremität der Schlangen, von der aber, ihres conservativeren Charakters wegen, zuweilen nicht nur der Plexus nervosus, sondern auch noch Muskeln und Skelet-

[1]) Vgl. auch die oben schon citirte Arbeit von van Bemmelen.

reste erhalten geblieben sind. Die allmähliche Verlängerung des Rumpfes muss als das Causalmoment der Reduction der Gliedmassen angesehen werden.

Falls von der vorderen und hinteren Extremität nichts mehr erhalten ist als der Plexus, so versorgt derselbe die Hautmuskulatur.

Die letzten Ursachen der Plexusbildungen liegen vor Allem in der polymeren, d. h. in der, auf die Verschmelzung einer bestimmten Anzahl von Rumpfsegmenten zurückführbaren Anlage der Extremitäten, und dann in zweiter Linie erst in der häufig zu constatirenden, in der Phylogenese und theilweise auch in der Ontogenese sich abspielenden Verschiebung[1]) des Extremitätengürtels, wobei die betreffende Gliedmasse zu um so mehr Spinalnerven Beziehungen eingeht, je weiter jene sich erstreckt. Andererseits wird es sich zwischen den Plexusbildungen und dem Nervengebiet der angrenzenden Rumpfregionen um Uebergänge handeln. Dieselben werden sich, wie dies beim Menschen auf das Leichteste nachzuweisen ist, entsprechend der entgegengesetzten Wanderung der Extremitätengürtel einerseits proximal vom Nervengeflecht der hinteren Extremität, also im Bereich des Ileo-inguinalis, Ileo-hypogastricus und des 12. Brustnerven, andererseits distal vom Plexus brachialis, d. h. im Bereich des 1., 2. und 3. Brustnerven finden. Auf die Art und Weise der Betheiligung des Achsenskeletes an diesen allmählich sich vollziehenden Umbildungsprocessen, wie also z. B. bei weit distal geschobenem Plexus lumbo-sacralis auch ein überzähliger präsacraler Wirbel existirt, wurde schon im Capitel über die Wirbelsäule und die Rippen hingewiesen.

Durch die ganze Vertebratenreihe hindurch gilt, wie ich sehe, ein einheitliches Gesetz bezüglich der ersten Anlage der Extremitäten-Nerven. Stets — und dies gilt in gleicher Weise für die vordere wie für die hintere Gliedmasse — gabelt sich der vom Rückenmark auswachsende Nerv an der Wurzel der embryonalen Extremitätenknospe und umgreift mit einem dorsalen und ventralen Ast die allmählich entstehende Knorpeleinlage der Extremität. Dabei senkt sich jeder Nervenstrang in indifferentes, mesoblastisches Zellmaterial ein, aus welchem sich, offenbar in engstem Connex mit dem betreffenden Nervengewebe, allmählich erst eine dorsale und ventrale Muskelzone ausbildet. Erst später sprossen aus dieser primitiven Nervengabel Seitenzweige aus, welche sich — eventuell unter Antheilnahme weiterer vom Rückenmark auswachsender Nervenstränge — zu Plexusbildungen anordnen. Nebenher geht dann eine Differenzirung (Schichtenbildung, Theilung, Abspaltung) der Muskulatur.

[1]) Sehr wichtig bezüglich dieses Punktes ist der von Fürbringer an Vögeln geführte Nachweis einer caudalwärts gerichteten Umbildung des Plexus brachialis, welche zu einer der Verschiebung des Flügels entsprechenden Lageveränderung führt. Mit dieser caudalwärts gehenden Verschiebung des Flügels gelangt nämlich die Extremität in den Bereich immer mehr hinten gelegener Rumpfsegmente und der diesen zugehörigen Spinalnerven, während nach vorne liegende Nerven aus dem Verbande ausscheiden.

Die aus dem Gesammtplexus hervorgehenden Endäste theilen sich dann entsprechend dem dorsalen Nebenplexus und dem Hauptplexus in die Gruppen der Nn. thoracici superiores und der Nn. brachiales superiores, brachiales inferiores und thoracici inferiores. Allerorts trifft man dabei auf Homologieen mit den betreffenden Verhältnissen der Reptilien und z. gr. Th. auch mit denjenigen der Säuger. Da und dort finden sich auch Anklänge speciell an die Monotremen.

2. Gehirnnerven.

Man zählt zwölf Paare von Hirnnerven. Ihre Namen lauten:

N. olfactorius, I. Paar.
„ opticus, II. Paar.
„ oculomotorius, III. Paar.
„ trochlearis, IV. Paar.
„ trigeminus, V. Paar.
„ abducens, VI. Paar.
„ facialis, VII. Paar.
„ acusticus, VIII. Paar.
„ glossopharyngeus, IX. Paar.
„ vagus, X. Paar.
„ accessorius Willisii, XI. Paar.
„ hypoglossus, XII. Paar.

Die Cerebralnerven[1]) fallen in vieler Hinsicht unter denselben genetischen Gesichtspunkt wie die Spinalnerven, wie dies unter Anderem auch durch den ganz allmählichen Uebergang beider Nervengruppen bei niederen Vertebraten angedeutet ist. Sie entstehen theils als directe Auswüchse der ventralen Partie des primitiven Hirnrohres, in der Vorwärtsverlängerung der Vorderhörner des Rückenmarks, also nach Art der motorischen Spinalnerven [N. oculomotorius (III), abducens (VI) und hypoglossus (XII)], theils nehmen sie ihren Ursprung dorsalwärts [N. trigeminus (V) (z. Th.), facialis (VII) (z. Th.), acusticus (VIII), glossopharyngeus (IX) und vagus (X)]. Sehr eigenthümlich in seinem Ursprung verhält sich der N. trochlearis, doch wird erst später von ihm die Rede sein.

Diese Nerven sind, soweit sie aus sensiblen und centripetal leitenden Elementen bestehen, den dorsalen Nervenwurzeln des Rückenmarkes als hymodynam zu erachten. Dafür spricht ihre ganze Entwicklung, denn sie entspringen sowenig als die dorsalen Spinalwurzeln im Centralorgan selbst, sondern sie haben vielmehr in demselben nur ihre Endstationen („Endkerne", Kölliker, His). Die wirklichen Ursprünge dieser Nerven liegen in den Ganglien derselben, ausserhalb des Gehirns [Ganglion jugulare (X) und petrosum (IX), Ganglion nervi cochleae et vestibuli (VIII), Ganglion geniculi (VII), Ganglion Gasseri (V)][2]).

Auf diese Ganglien werde ich später noch einmal zurückkommen, und dabei auf ihre Entwicklungsgeschichte Bedacht nehmen. Vorher muss noch betont werden, dass jede zu ihnen in Beziehung stehende

---

[1]) Die den Namen der Hirnnerven im Text beigefügten römischen Zahlen bezeichnen ihre Aufeinanderfolge in der Serie.

[2]) In den genannten Endkernen endigen die Fasern der betreffenden Nerven mit feinsten, freien Verästelungen um die Zellen herum, ohne Verbindungen mit denselben einzugehen. Diese Verästelungen stimmen mit denen der sensiblen Wurzelfasern im Marke vollkommen überein. Auch finden sich, ganz wie an den letzteren, Theilungen der Wurzelfasern gewisser sensibler Kopfnerven bei ihrem Eintritt in das verlängerte Mark (N. cochleae et vestibuli, Vagoglossopharyngeus, andeutungsweise auch die Portio major Trigemini). Dasselbe gilt für die Uebereinstimmung der an allen sensiblen Kopfnerven auftretenden, zahlreichen Nebenästchen (Collateralen) mit den dorsalen Rückenmarkwurzelfasern.

Nervengruppe, abgesehen vom N. acusticus, der einen specifischen Sinnesnerv darstellt, d. h. also der N. trigeminus, facialis, glossopharyngeus und vagus, neben sensiblen Elementen auch motorische[1]) führt, dass sie also gemischten Charakters ist.

Liegt nun hierin schon eine wesentliche Differenz zu den dorsalen Spinalnerven, so steigert sich dieselbe noch dadurch, dass die betreffenden Nerven, offenbar unter dem Einfluss des sich bildenden Gehirnes, ihre ursprünglich dorsale Lage aufgeben und allmählich basalwärts herabrücken. Dadurch kommen sie in den Bereich der Vorwärtsverlängerung der motorischen Seitenkernzone des Rückenmarks, in welcher bei höheren Vertebraten auch der N. accessorius (XI) liegt. Letzterer steht in nahen Beziehungen zum motorischen Abschnitt des N. vagus, tritt aber erst von den Reptilien an (vergl. den speciellen Theil) deutlich in die Erscheinung. Es handelt sich also vom Halsmark an um eine Spaltung des bandartigen, motorischen Rückenmarkkernes in zwei langgezogene Parallelkerne, die sich aufs Gehirn fortsetzen. In der oberen Kernreihe wären die motorischen Theile des Trigeminus (Portio minor und Radix descendens), Glossopharyngeus, Vagus, eines Theiles des Facialis und der Kopftheil des Accessorius, in der unteren (ventralen) der Oculomotorius, Abducens und der Hypoglossus zu suchen.

Der N. trochlearis (IV) ist in seinem Charakter zweifelhaft und lässt sich deshalb noch nicht sicher eintheilen; wahrscheinlich gehört er ursprünglich mit den anderen Augenmuskelnerven in die Verlängerung der Vorderhornzone des Rückenmarks[2]).

Es erübrigt noch, auf die Entwicklungsgeschichte der ursprünglich dorsal entstehenden Kopfnerven, d. h. des Trigeminus, Acustico-facialis, des Glossopharyngeus und Vagus etwas näher einzugehen. Dies ist deshalb nöthig, weil sich hier gewisse Vorgänge abspielen, welche für die Kopfregion specifisch sind und welche im Bereich der eigentlichen Spinalnerven nicht beobachtet werden. Es handelt sich dabei um eine Betheiligung peripherer Regionen der Epidermis am Aufbau jener Nerven bezw. ihrer Ganglien, und im weiteren Sinne um Bildungsprocesse, welche für die ganze Urgeschichte des Kopfes von der allerhöchsten Bedeutung sind. Man erkennt ferner daraus, dass die am Vorderkopf gegenwärtig bestehenden Verhältnisse der Ganglienformationen durchaus nicht der ursprünglichen Lage der Dinge entsprechen, sondern dass es sich vielmehr in der heutigen Ganglienbildung um Reductionen resp. Concentrationen

[1]) Sie versorgen aber nicht etwa, wie dies für die ventralen Hirnnerven gilt, Muskeln, welche aus den Kopfsomiten stammen (Augenmuskeln und einige Muskeln, die vom Kopf zum Schultergürtel ziehen), sondern sie stehen zu Muskeln in Beziehung, welche aus den Seitenplatten hervorgehen. Auf Grund dieses Verhaltens kann das BELL'sche Gesetz für den Kopfabschnitt der Wirbelthiere nur eine sehr eingeschränkte Geltung beanspruchen (J. W. VAN WIJHE).

[2]) Zu allen motorischen Hirnnervenkernen treten Fasern der Pyramidenbahnen, welche bei den willkürlichen Bewegungen die Einwirkungen des Gehirns auf dieselben vermitteln. Ausserdem endigen in den motorischen Kernen auch Fasern der sensiblen, centripetalen Bahnen (Betheiligung an Reflex-Actionen).

handelt, welche z. Th. sogar noch ontogenetisch nachweisbar sind. Dafür spricht auch die, wie früher schon ausgeführt wurde, namentlich von DOHRN und KILLIAN statuirte, grosse Zahl der auf die Kopfanlage entfallenden Ursegmente, die doch alle einmal ihre Spinalganglien besessen haben müssen.

Der folgenden Darstellung lege ich im Wesentlichen die interessanten Resultate zu Grunde, welche KUPFFER an *Petromyzon-Embryonen* gewonnen hat. Ein jeder dorsale Kopfnerv setzt sich aus zwei Theilen zusammen, aus einem *spinalen* und einem *lateralen* (Fig. 198 *ns*, *nb*), welch letzterer, in allen seinen Componenten zusammengefasst, auch als *branchialer* bezeichnet werden könnte. Ersterer verhält sich, sowohl nach Ursprung wie nach seinem Verlauf zwischen Hirn und Mesoderm, wie ein dorsaler Spinalnerv des Rumpfes, und enthält zugleich die Anlagen der *Spinalganglien* und der *sympathischen Ganglien*.

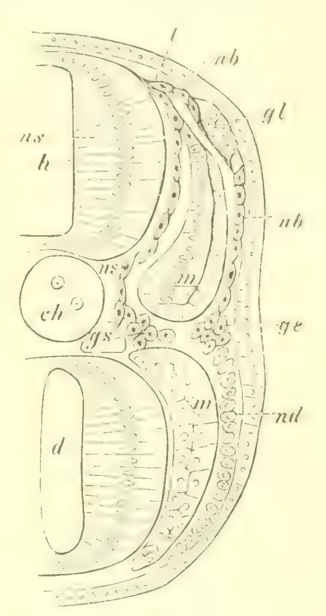


Fig. 198. *Entwicklung der dorsalen Kopfnerven und ihrer Ganglien bei Ammocoetes*. Nach C. v. KUPFFER. *h* Hinterhirn, *l* Wurzelleiste, d. h. Anlage des eigentlichen Spinalganglions bezw. Ursprungs des spinalen (dorsalen) und branchialen Nerven, *ns* dorsaler Spinalnerv, *nb* Branchialnerv, *gl* Ganglion laterale vagi, *ge* Ganglion epibranchiale, *gs* Ganglion sympathicum, *nd* subepidermoidale Lage, welche ein Derivat der Epidermis ist, und welche Beziehungen hat zur Entwicklung des peripheren Theiles des Branchialnerven, *ch* Chorda, *d* Darm, *m* Mesoderm.

Der zweite, gemeinsam mit dem spinalen entspringende Bestandtheil, zeigt andere Verlaufsverhältnisse, d. h. er zieht über die dorsale Kante des Mesoderms hinweg und ist an der *Aussenseite* des letzteren zwischen ihm und der Epidermis gelagert (Fig. 198 *nb*). — Diese lateralen Componenten der Kopfnerven sind es, in deren Zusammensetzung *Wucherungen der Epidermis* eingehen, und zwar in *zwei* übereinander gelegenen Reihen. KUPFFER bezeichnet sie als *laterale* und *epibranchiale* Ganglien. Erstere (Fig. 198 *gl*) liegen im Horizont der Gehörblase und entstehen an drei getrennten Stellen, je im Bereich des *Trigeminus*, *Acustico-facialis* und des *Vagus*.

Die epibranchialen Ganglien treten gleichfalls gesondert auf (Fig. 198 *ge*), und zwar je eines hart über jeder Kiementasche [1]). Mit diesen Bildungen verbindet sich der ober- und ausserhalb des Mesoderms verlaufende Antheil des entsprechenden Kopfnerven secundär, und zwar erfolgt die Vereinigung mit dem lateralen Ganglion derart, dass die Anlage des Nerven selbst zu einem neuen Ganglion, dem medialen, anschwillt (neurales Ganglion, BEARD). *Aus dieser Vereinigung des medialen (spinalen) und lateralen Ganglions geht das definitive Hauptganglion des betreffenden Kopfnerven hervor.* Die epibranchialen Ganglien betheiligen sich

[1]) Die im Bereich des Trigeminusgebietes liegenden Epibranchialganglien sind als Andeutungen früherer (abortiver) Kiementaschen zu betrachten.

an der Entwicklung der branchialen Endzweige der Kopfnerven. Bei der Ablösung der lateralen sowohl wie der epibranchialen Ganglien von der Epidermis zeigt sich nirgends die Anlage eines Sinnesorganes. Mit alleiniger Ausnahme der Gehörblase, welche im engsten Anschluss an das Lateralganglion des Acustico-facialis-Gebietes sich bildet und diesem Lateralganglion homodynam ist, sind alle diese Ganglien beider Reihen durchaus selbständige Bildungen.

Während also das spinale System der Kopfnerven dem Kopfe und Rumpfe gemeinsam ist, tritt das branchiale ausschliesslich am Kopfe hinzu, ist in der vorderen Kiemenregion am ausgebildetsten und setzt sich mit einem Theil in die hintere Kiemenregion hinein fort. Bei Ammocoetes zählt KUPFFER im Ganzen 12 Epibranchialganglien[1]).

Auf ganz ähnliche Verhältnisse weisen, was die epibranchialen Ganglien anbelangt, die früher schon gemachten Befunde VAN WIJHE's, FRORIEP's und BEARD's an den Embryonen der verschiedensten Gnathostomen, von den Selachiern bis zu den Säugethieren, hin. Es erübrigt nach dieser Seite hin der Nachweis, dass auch an den Hauptganglien die Epidermis betheiligt ist. Es kann übrigens keinem Zweifel unterliegen, dass dies thatsächlich der Fall ist.

In der Reihe der bis jetzt betrachteten Kopfnerven wird man den I. und II., d. h. den Olfactorius und Opticus, vermissen. Dies hat seinen Grund darin, dass diese Nerven eine besondere Stellung einnehmen. Auf diese aber werde ich erst bei der speciellen Besprechung der betreffenden Sinnesorgane näher eingehen können.

Es soll nun hier zunächst eine im Wesentlichen an die von VAN WIJHE an Selachierembryonen gewonnenen Resultate sich anlehnende Zusammenstellung der segmentalen Hirnnerven und der zugehörigen Kopfmetameren folgen. Ich bemerke aber im Voraus dazu, dass bei denjenigen Cranioten, welche keinen Hypoglossus als Hirnnerven besitzen, Myxinoiden (?), Amphibien und gewisse Teleostier, vorausgesetzt, dass derselbe mit den zugehörigen Muskeln nicht abortirt ist, die Zahl der Metameren selbstverständlich eine geringere ist.

Uebersichtliche Darstellung der segmentalen Verbreitung der Hirnnerven mit Zugrundelegung der Kopfmetameren.

Metamer I	**Ventrale Aeste**	**Dorsale Aeste**
(M. rectus sup., inf., internus und Obliquus inferior.)	Oculomotorius (III)	Ram. ophthalmicus profundus.

[1]) Ein jeder Branchialverv entspringt aus dem Epibranchialganglion, hängt mit einem sympathischen Ganglion zusammen und theilt sich dann entlang dem zugehörigen Kiemenbogen in einen Haut- und einen Muskelast. Ersterer wird dann, nach Entstehung der Kiemenöffnungen zu je einem Ramus praetrematicus. — Die Epibranchialorgane aller Vertebraten gehen schon in früher Embryonalzeit wieder einem Schwund entgegen. Von der Mitte des Vagusganglions an bis zum Herzen sind Bildungen des Nervensystems, welche von der Epidermis ihren Ausgang nehmen, nicht zu sehen. Der in diese Region fallende Abschnitt des peripheren Nervensystems beschränkt sich auf die dorsalen Wurzeln und die aus diesen hervorgehenden Formationen (Ramus dorsalis und ventralis).

Metamer II (Obliquus sup.)	Trochlearis (IV)	Trigeminus (V) nach Abzug des Ram. ophthalmicus prefundus.
Metamer III (Rectus externus.)	Abducens (VI)	Acusticus (VIII) und Facialis (VII).
Metamer IV (Früh abortiv werdende Muskeln.)	fehlt	
Metamer V (Früh abortiv werdende Muskeln.)	fehlt	Glossopharyngeus (IX).
Metamer VI und VII	Zwei vordere, d. h. oralwärts gelegene Wurzeln des Hypoglossus.	Vagus[1])
Metamer VIII und IX	Zwei hintere, d. h. aboralwärts gelegene Wurzeln des Hypoglossus.	Im Schwund begriffene, in der Regel nur noch in embryonaler Zeit auftretende Hypoglossuswurzeln.

In den beifolgenden drei Abbildungen Fig. 199, 200, 201 gebe ich eine Uebersicht über den Verlauf der Gehirnnerven im Bereich des Kopfes und der angrenzenden Rumpfregion.

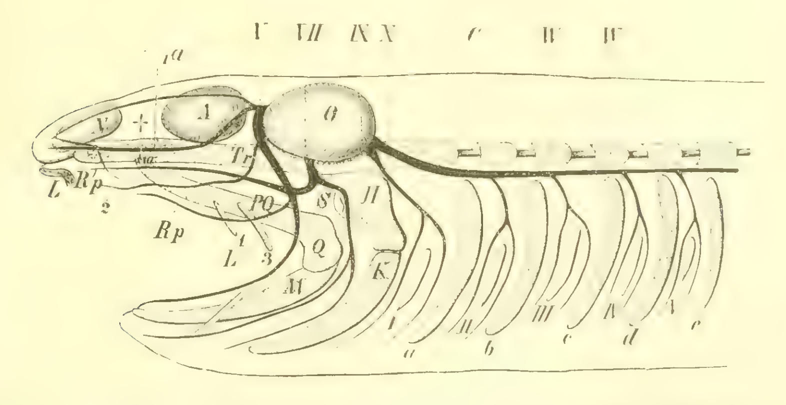


Fig. 199. Halbschematische Darstellung der segmentalen Kopfnerven mit Zugrundelegung des Selachierschädels. Die Augenmuskelnerven sind nicht eingezeichnet. *N*, *A*, *O* die 3 Sinnesblasen, *Tr* Trabekel, *Q* und *PQ* Quadratum und Palatoquadratum, bei † mit den Trabekeln durch Bindegewebe verbunden, *M* Mandibel, *L*, *L*[1] Labialknorpel, *H* Hyomandibulare, *K* Hyoidbogen, *a—e* die nach hinten folgenden Kiemenbogen, zwischen welchen die Kiemenspalten (*I—V*) sichtbar sind, *S* Spritzloch, *C* Chorda, *W*, *W* Wirbelkörper, *V* N. trigeminus, 1, 2, 3 seine 3 Hauptäste, *1a* R. ophthalmicus profundus, *VII* N. facialis, *Rp* sein Ramus palatinus, *IX*, *X* Glossopharyngeus und Vagus.

[1]) Alles weist darauf hin, dass im Vagusgebiet, wie auch an anderen Stellen, Myotome ausgefallen sind, welche auch ontogenetisch nicht mehr in die Erscheinung treten.

Fig. 200 und 201. Kopfnerven einer Larve von Salamandra maculata in vorgerücktem Embryonalstadium. Fig. 200 von oben (Dorsalseite), Fig. 201 von der Seite gesehen. Nach J. von Plessen und J. Rabinovicz.

Dunkelblau, N. olfactorius (*Ol*).

Dunkelgrün, N. opticus (*Op*).

Orange, N. oculomotorius (*Ocm*).

Rosa, N. trigeminus bezw. der secundär mit ihm verbundene, zum Oculomotorius gehörige N. ophthalmicus profundus (*n*).

Verzweigung des Trigeminus.

Der Trigeminus entspringt mit zwei getrennten Wurzeln von der Medulla oblongata, einer dorsalen und einer ventralen (*r.d* und *r.v*), *d* Verbindungsast der dorsalen Wurzel mit dem Acustico-facialis-Ganglion (*Gaf*). Jede der beiden Wurzeln schwillt zu einem Ganglion an, zu einem ventralen Haupt- und einem dorsalen Nebenganglion (*HG* und *NG*). Beide liegen intracraniell. Aus jedem gehen zwei starke Zweige ab: aus dem Nebenganglion der oberhalb des Bulbus oculi verlaufende R. frontalis s. ophthalmicus superficialis (*f*) (zur Kopfhaut, Haut der Stirn und Nase), und der infrabulbär laufende R. supramaxillaris, welcher mit dem R. palatinus des Facialis (bei *coms*) communicirt, bei *r.s*, *r.s*[1] einen Zweig unter den M. rectus sup. abgiebt und in die Hautzweige *o*, *w* ausstrahlt. Aus dem Hauptganglion entspringt 1) der eigentlich zum Oculomotorius gehörige R. ophthalmicus profundus (*n*) (R. nasalis von v. Plessen und Rabinovicz), welcher in der Nasenschnauzengegend ausstrahlt (bei *a*, *b*, *c*) und sich auf seinem Lauf mit dem Oculomotorius verbindet, 2) der R. mandibularis (*man*), welcher sich bei *z* mit dem R. supramaxillaris verbindet und ihn bei *si* in seinem Laufe begleitet, nachdem er zuvor einen Muskelzweig an den M. masseter abgegeben hat. Auch bei *mm* gehen noch weitere Muskelzweige zum M. masseter und pterygo-temporalis ab. Nach Abgabe dieser Zweige entsendet der R. mandibularis einen Hautast für das Kiefergelenk (*ki*) und den R. mentalis. Dieser verläuft durch einen Canal des Unterkiefers und bricht dann zur Haut des Kinnes und zum M. intermaxillaris durch.

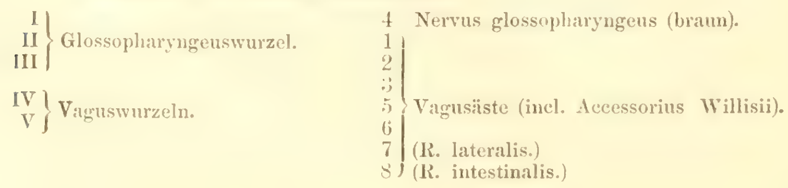
Schwarz, N. abducens (*Abd*).

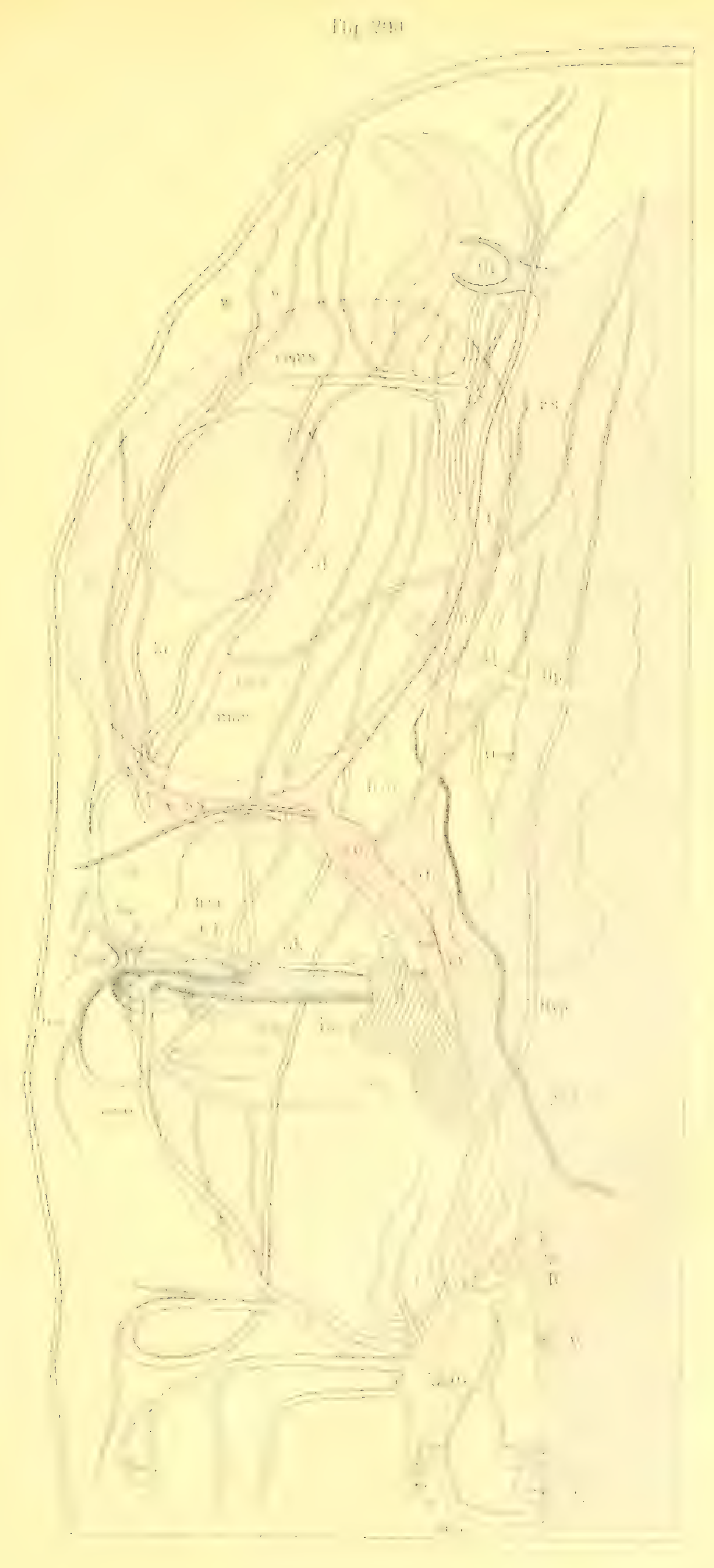
Hellblau und **Gelb, N. acustico-facialis (*ak*, *Fac*).**

Verzweigung des N. acustico-facialis.

Der N. acusticus (*ak*) hat mit dem N. facialis (*Fac*) eine gemeinschaftliche Wurzel, welche sich insgesammt mit dem z. Th. in der Schädelkapsel liegenden Ganglion acustico-faciale (*Gaf*) verbindet. Der Gehörnerv theilt sich innerhalb der Gehörkapsel in einen R. vestibularis und cochlearis. Der Facialis durchbohrt die knorpelige Gehörkapsel vor- und ventralwärts vom Labyrinthe; während er durchtritt, giebt er den R. palatinus (*p*) durch ein eigenes Loch in der Gehörkapsel ab. Er läuft am Gaumen hin, versorgt ihn und communicirt mit dem R. ophthalmicus profundus. Nachdem der Facialis den R. palatinus abgegeben hat, erzeugt der Facialis ein Ganglion und theilt sich darauf nach aussen (*Gb*) vom Canal in zwei gleich grosse Aeste: 1) in den R. buccalis (*buc*) und 2) in den R. hyoideo-mandibularis (*h.m*). Vielleicht entspricht jenes Ganglion dem Ganglion geniculi der höheren Vertebraten, ob aber, wie Pollard will, der R. buccalis ein Homologon der Chorda tympani ist, wage ich nicht zu entscheiden. Er giebt den R. alveolaris (*al*) und einen den R. hyoideomandibularis begleitenden Zweig (*h.m*[1]) ab. Der R. hyoideo-mandibularis selbst communicirt nach rückwärts mittelst einer langen Anastomose *com.G* mit dem Glossopharyngeus und schickt einen Muskelzweig (*m.d*) zum M. depressor mandibulae. Darauf zieht er parallel mit dem R. buccalis nach vorne und ventralwärts, versorgt den M. intermaxillaris posterior und die Haut des Unterkiefers.

Hellgrün und **braun, Vagusgruppe.**


I, II, III } Glossopharyngeuswurzel.
IV, V } Vaguswurzeln.
4 Nervus glossopharyngeus (braun).
1, 2, 3, 5, 6, 7, 8 } Vagusäste (incl. Accessorius Willisii).
7 (R. lateralis.)
8 (R. intestinalis.)



Gustav Fischer



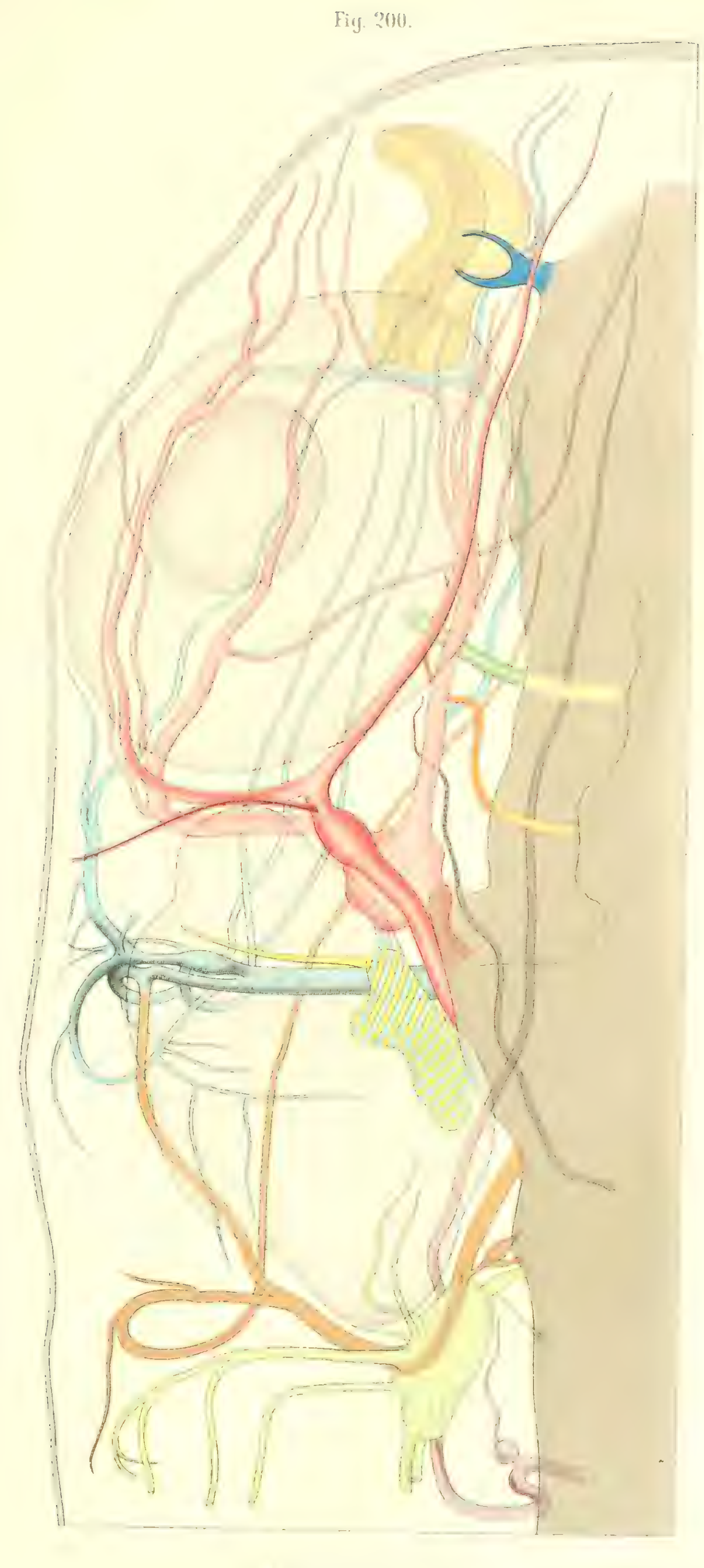
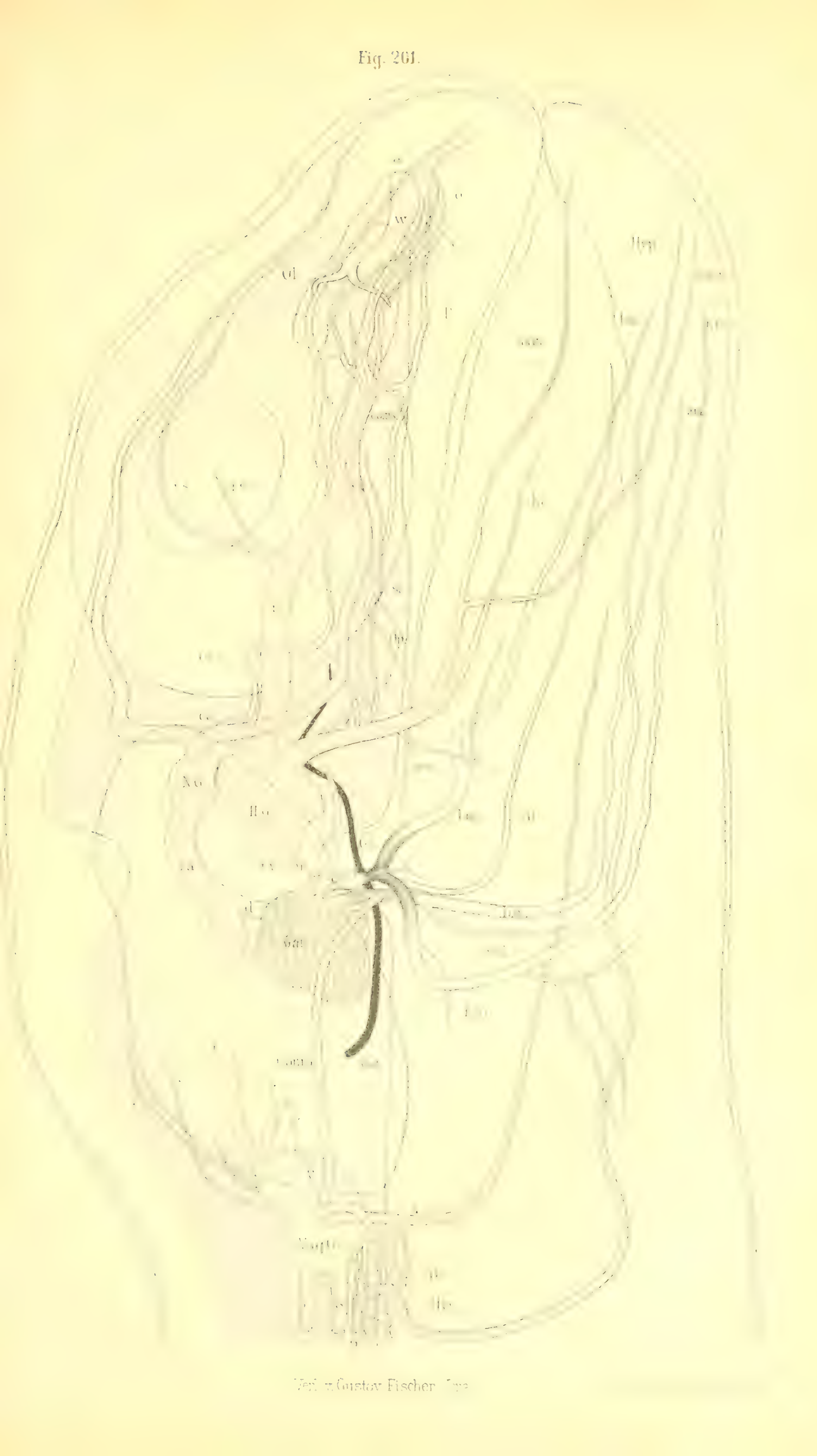


Fig. 200.

Verl. v. Gustav Fischer, Jena.　　　　Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.



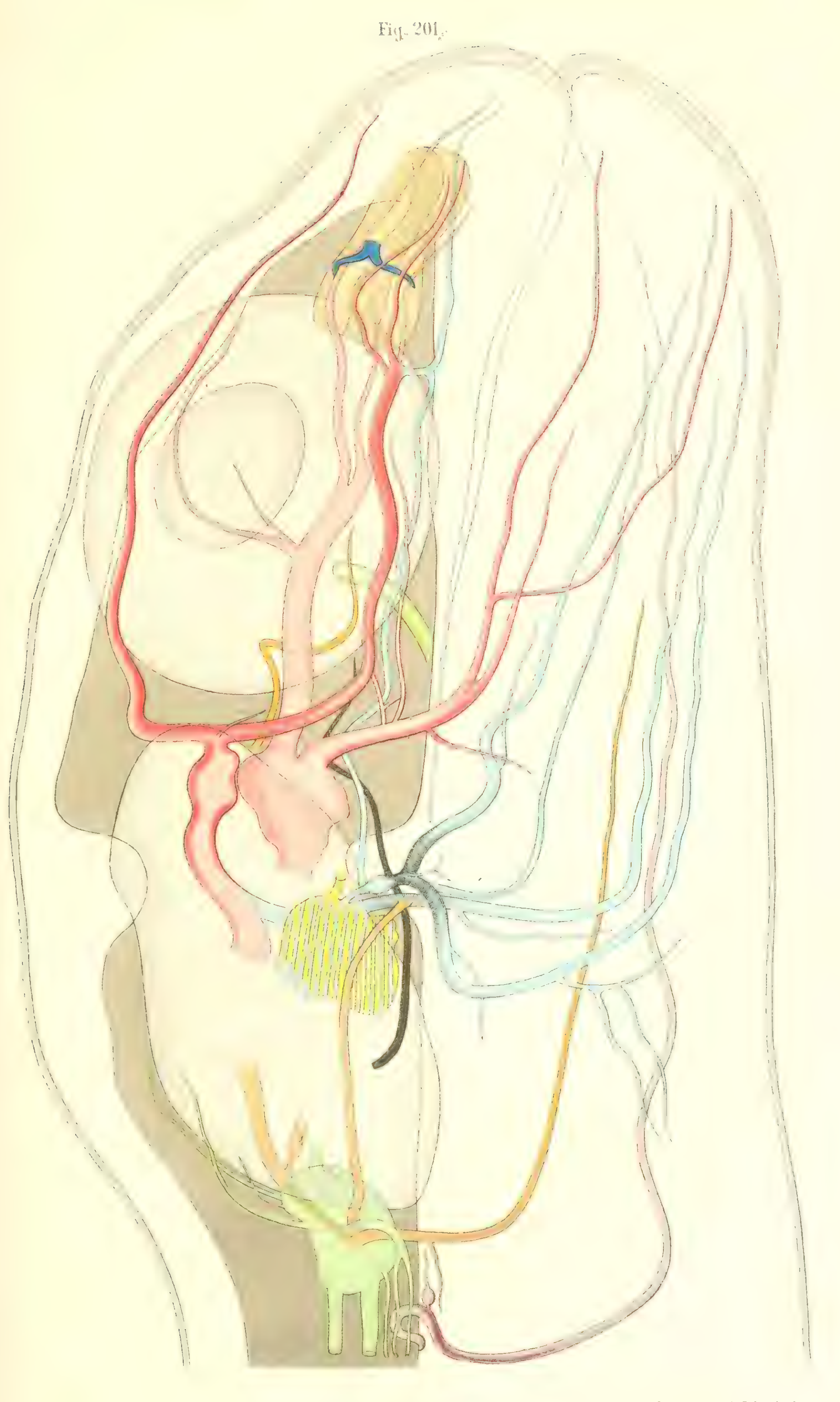
Fig. 261.



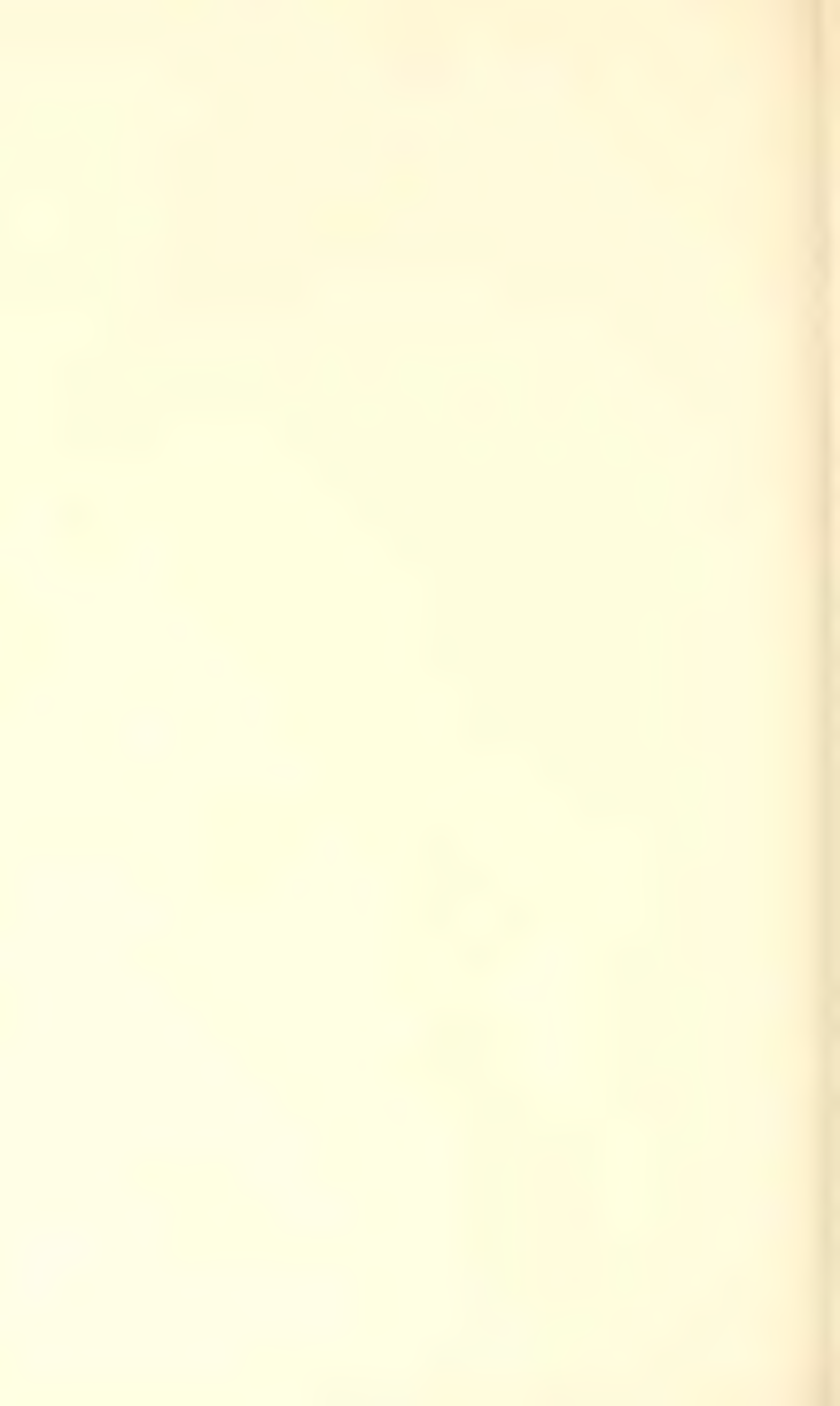
Verl. v. Gustav Fischer, Jena



Fig. 201.



Verl. v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.



Aus dem Ganglion gehen Aeste hervor:

1) Zwei zur Haut der Dorsalfläche, oberhalb der Gehörkapsel.
2) Zum ersten Kiemenbogen.
3) Ein Ast zum N. facialis (Communicans c. n. faciali. Aeste von ihm laufen zu den Muskeln und der Haut des Kiemendeckels und der Kiemenbogen.
4) Ein weiterer Ast geht zu Muskeln des Schultergürtels (Accessorius Willisii). Mit diesem verbunden geht ein Zweig zum Schlunde.
5) Vom hintersten Ende des Ganglions (auf der Fig. mit 7 und 8 bezeichnet) entspringt ein dorsaler schwächerer und ventraler stärkerer Ast. Es sind der R. lateralis und R. intestinalis.

Lila, N. hypoglossus (*Hyp*).

Der N. hypoglossus liegt bei Salamandra nicht mehr intracraniell. Nachdem er aus dem Wirbelcanal ausgetreten ist, zerfällt er in einen ventralen und dorsalen Zweig. Im Bereich des letzteren liegt ein Ganglion (*gh*). Der dorsale Ast läuft zur Rückenregion, der viel stärkere ventrale krümmt sich in starkem Bogen zur Zunge hinab, *v* Wurzel des Hypoglossus an der Ventralseite der Medulla oblongata.

Ich lasse nun eine kurze Skizze über die einzelnen Gehirnnerven folgen, und beginne mit den Augenmuskelnerven, da ich den Olfactorius und Opticus bei den betreffenden Sinnesorganen zur Besprechung bringen werde. Ich verweise dabei stets auf Fig. 200 und 201.

Augenmuskelnerven.

Die Augenmuskelnerven, d. h. der Oculomotorius, Trochlearis und Abducens, versorgen die den Bulbus oculi bewegenden Muskeln, wie ich dies in der oben aufgestellten Liste über die metamerische Vertheilung der Kopfnerven näher präcisirt habe.

Der **N. oculomotorius**[1]), welcher den M. rectus superior, inferior, internus, sowie den M. obliquus inferior versorgt, entspringt am Boden des Mittelhirns. In seinem Bereich entsteht ein unter dem Namen des Ganglion oculomotorii bekannter Nervenknoten, auf den ich beim Trigeminus zurückkommen werde. Für jetzt sei nur so viel bemerkt, dass der Oculomotorius das Ganglion bei seinem Auswachsen bereits fertig zwischen den Wandungen der 1. und 2. Kopfhöhle trifft. (Der Hauptstamm des Ganglion wird zum R. ophthalmicus profundus).

Der **Trochlearis** tritt, trotzdem dass sein Kern ventral liegt, dorsalwärts an der hinteren Peripherie des Mittelhirns aus und führt ursprünglich nicht nur motorische, sondern auch sensible Fasern, welch letztere bei Fischen und Amphibien zur Bindehaut des Auges und zum Endocranium laufen[2]). Auch der **Abducens**, der stets weit hinten, am Boden der Medulla oblongata hervortritt, enthält bei den Anamnia wahrscheinlich gemischte Fasern. Bei Anuren verschmilzt er intracraniell mit dem Ganglion Gasseri.

Bei Proteus und den Gymnophionen ist bis jetzt noch kein N. trochlearis und abducens nachgewiesen. Auch bei Salamandra maculata ist über den N. trochlearis nichts Sicheres bekannt.

---

[1]) Der N. oculomotorius ist der vorderste motorische Nerv des gegenwärtigen Wirbelthierkörpers und soll nach A. Dohrn eine grössere Zahl früher unabhängiger Nerven, welche durch die Umwandlungen des Vorderkopfes zu dieser Concentration in einen Stamm gelangt sind, repräsentiren (?).

[2]) Ueber das im Bereich des wahrscheinlich auch einen Vorderhornnerv darstellenden Trochlearis (vielleicht nur vorübergehend) auftretende Ganglion, welches zur „Ganglienleiste" des Gehirns in Beziehung steht, sind weitere Nachrichten abzuwarten.

Nervus trigeminus.

Der N. trigeminus, welcher vorne, seitlich von der Medulla oblongata, beziehungsweise aus der Brücke entspringt, ist neben dem Vagus der stärkste Gehirnnerv. Seinem Namen entsprechend zerfällt er jederseits in drei Hauptzweige, nämlich in einen **R. ophthalmicus** (erster Ast), einen **R. maxillaris** (zweiter Ast) und einen **R. mandibularis** (dritter Ast). Bei vielen (allen?) Anamnia kommt noch der R. ophthalmicus profundus hinzu, sodass hier scheinbar vier Hauptzweige des Trigeminus existiren. Der Durchbruch durch den Schädel erfolgt entweder nur durch eine einzige, oder durch zwei oder gar durch drei Oeffnungen, wobei sich die einzelnen Wurzeln entweder in einem einzigen grossen Ganglion (G. Gasseri)[1] vereinigen oder zwei getrennte Ganglien, je eines für den R. ophthalmicus und den Ramus maxillo-mandibularis aufweisen.

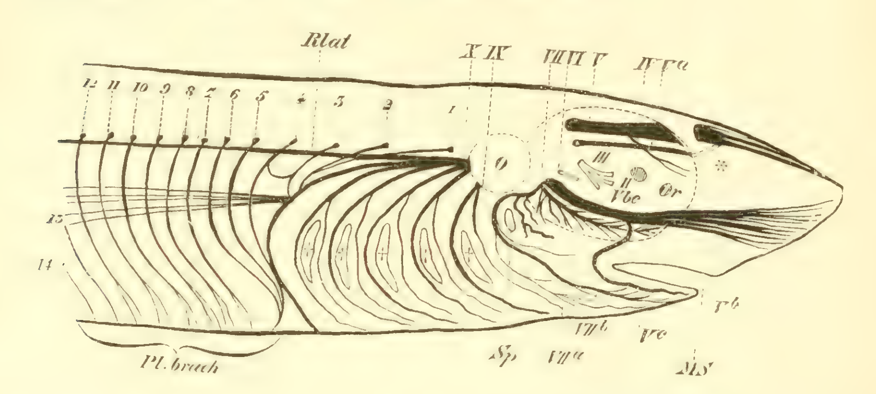


Fig. 202. Kopfnerven und Plexus axillaris von Scyllium canicula. *II* Opticus, *III* Oculomotorius, *IV* Trochlearis, *V* Ramus superficialis, V^a Ramus profundus des I. Trigeminus (beide anastomosiren bei * innerhalb der Nasenhöhle, V^{bc} R. maxillo-mandibularis, V^b R. maxillaris, V^c R. mandibularis, *VI* Abducens, *VII* Facialis, VII^a sein Ram. hyoideo-mandibularis, VII^b sein Ram. palatinus, *IX* Glossopharyngeus, *X* Vagus, *R.lat* sein R. lateralis, ††† Kiemenspalten, 1—14 die 14 ersten Spinalnerven, den Plexus brachialis (*Pl.brach*) bildend, *O* Ohrkapsel, *Sp* Spritzloch, *Or* Orbita, *MS* Mundspalte.

Ausser den genannten drei Trigeminusästen findet sich, und zwar besonders deutlich bei Selachiern, Ganoiden, Dipnoërn, Ichthyoden, Derotremen (Harris H. Wilder), Siredon pisciformis und Salamandrinenlarven, und wahrscheinlich überhaupt bei allen Urodelen noch ein zweiter, in der Augenhöhle liegender Nervenstamm, sodass man, ihrer gegenseitigen Lage am Dach der Orbita entsprechend, einen Ramus ophthalmicus superficialis und profundus[2]) und im Ganzen also, wie schon erwähnt, vier Aeste unterscheiden kann. Beide Ophthalmici sind sensibel und stehen zur Orbita (Conjunctiva,

[1]) Der Gasser'sche Knoten kann innerhalb oder ausserhalb der Schädelhöhle liegen.

[2]) Der R. ophthalmicus profundus entspricht wahrscheinlich der dorsalen Wurzel des Oculomotorius (van Wijhe). Im R. ophthalmicus superficialis hat man eine Portio minor und major zu unterscheiden; erstere gehört zum Trigeminus selber, letztere zum Facialis (Schwalbe).

Thränendrüse, Bulbus oculi, Lider), Stirn- und Schnauzengegend in Beziehung [1]).

Schon innerhalb der Amphibiengruppe erlischt der R. ophthalmicus profundus als selbständiger Nerv und bleibt von nun an bis zu den Säugern hinauf als Ramus naso-ciliaris enge gebunden an den eigentlichen Ramus I Trigemini (R. ophthalmicus superficialis).

Durch eine Verschmelzung des distalen Endes vom Ophthalmicus profundus mit der Haut (vgl. die oben schon besprochenen Ganglia epibranchialia) entsteht ein Ganglion („G. mesencephali", BEARD), welches jedoch nur vorübergehend (in fötaler Zeit) eine selbständige

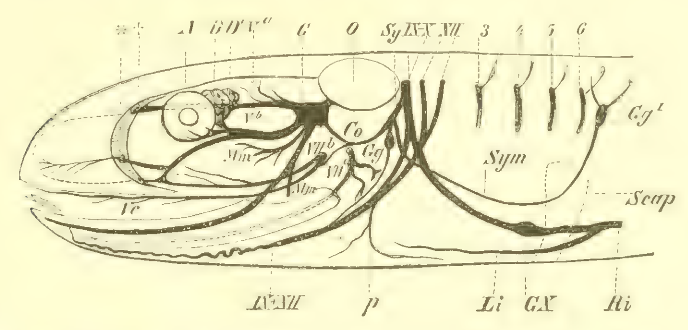


Fig. 203. Kopfnerven von Anguis fragilis. *G* Ganglion Gasseri, von dem die drei Trigeminusäste *Va*, *Vb* und *Vc* ausstrahlen, nach hinten davon liegt eine schlingenartige Commissur des Sympathicus (*Sy* und *Co*), welche den Trigeminus mit der Vagusgruppe (*IX*, *X*) in Verbindung setzt. Von dieser Commissur entspringt ein sympathisches Ganglion (*Gg*), sowie eine Verbindungsschlinge (*Sym*) zu dem sympathischen Ganglion Gg^1. VII^a, VII^b der Facialis, durch zwei getrennte Oeffnungen durchbrechend, † Verbindung des Ramus palatinus des Facialis mit dem R. maxillaris Trigemini. * † Durchbruch des R. ophthalmicus Trig. in die Nasenhöhle. *Mm*, *Mm* Zweige des R. mandibularis zu den Kaumuskeln. *GX* Ganglion N. vagi, *Li* Laryngeus inferior, *Ri* R. intestinalis N. vagi, *XII* N. hypoglossus (die zwei ersten Spinalnerven, die 3—6 folgenden Spinalnerven, *O* Ohrkapsel, *Scap* Scapula, *A* Auge, *D*, D^1 Thränendrüse und HARDER'sche Drüse.

Bildung darstellt. Später (so wenigstens nach BEARD bei Selachiern) vereinigt es sich mit dem GASSER'schen Nervenknoten. Es handelt sich also um ähnliche Vorgänge wie bei den Ganglien des Trigeminus, Glossopharyngeus etc.

Inwieweit das Ganglion ciliare der höheren Thiere dem Ganglion mesencephali der Selachier entspricht, müssen künftige Untersuchungen zeigen.

Was nun den II. Trigeminus betrifft, in dessen Bereich sich das Ganglion rhinicum entwickelt, so ist er ebenfalls rein sensibel, geht aber mit dem Facialis Verbindungen ein.

Er verläuft in seinem ersten Abschnitt am Boden der Orbita, versorgt die Glandula lacrimalis und Harderiana, begiebt sich

---

[1]) Bei Polypterus verhält sich nach POLLARD der R. ophthalmicus profundus noch ungleich primitiver, als bei der Mehrzahl der Selachier. Er entspringt fast im gleichen Niveau mit dem Oculomotorius, besitzt ein eigenes Ganglion und bewahrt so seine Selbständigkeit. Bei Urodelen vereinigt er sich secundär mit dem Trigeminus. Im Uebrigen stimmen nach dem genannten Autor die Kopfnerven von Polypterus mit denjenigen der Urodelen in vielen Punkten überein.

dann an den Oberkiefer, bricht als Ramus infraorbitalis hervor, versorgt die dortige Haut und strahlt (zuweilen in gewaltiger Stärke) an die Nase (Rüssel) und die Oberlippe aus.

Der III. Trigeminus ist gemischter Natur; einerseits für die Kaumuskulatur bestimmt, erzeugt er andererseits (von den Reptilien an) den starken Gefühlsnerv der Zunge (R. lingualis) und durchsetzt mit einem weiteren Zweig den Unterkiefercanal, versorgt die betreffenden Zähne und bricht mit einem oder mehreren Aesten hervor zur Haut der Unterkiefer- und Unterlippengegend. Er geht durch die Chorda tympani Verbindungen mit dem Facialis ein (Ganglion submaxillare).

Nervus facialis und acusticus.

Der siebente und achte Hirnnerv entstehen aus einer gemeinsamen Anlage, schlagen aber dann, ihrer verschiedenen Aufgabe entsprechend, ganz verschiedene Wege ein.

Was zunächst den Facialis anbelangt, so sind seine nahen Beziehungen zum N. trigeminus bemerkenswerth. Dies gilt namentlich für die Fische, wo z. B. bei Teleostiern Facialis- und Trigeminuswurzeln gleich nach ihrem Austritt am Gehirn eine einzige, präparatorisch untrennbare Fasermasse bilden können, sodass nur das physiologische Experiment zur klaren Differentialdiagnose führt. Auch bei den übrigen Classen der Vertebraten finden sich, theils in der Wurzelregion, theils mehr an der Peripherie, die verschiedenartigsten Verbindungen zwischen den genannten Nerven

Der Facialis ist ursprünglich ein gemischter Nerv, und es lassen sich an ihm ein R. hyoideo-mandibularis, palatinus und buccalis unterscheiden.

Der Hyoideo-mandibularis, welcher mittelst der sogen. Jacobson'schen Anastomose mit dem Glossopharyngeus in Verbindung steht, verbreitet sich, seinem Namen entsprechend, vorzugsweise im Bereich des I. und II. primitiven Kiemenbogens, also bei Fischen in der Gegend des Spritzloches, welches er von oben her gabelig umgreift (vergl. Fig. 199, 202) und in der den Kiemendeckel und die Branchiostegalmembran beherrschenden Muskulatur. Ein letzter Rest dieses Astes versorgt bei höheren Vertebraten den M. stylohyoideus und den hinteren Bauch des Digastricus.

Zur mandibularen Portion gehört auch der bei höheren Vertebraten unter dem Namen der **Chorda tympani** bekannte Facialiszweig. Nach Froriep soll derselbe bei Selachierembryonen, ähnlich wie der für die Oberkieferregion bestimmte Ramus buccalis und die zur Orbita in Beziehung stehende Portio major des R. ophthalmicus superficialis, einen Hautsinnesast darstellen, welcher die in langem Zug an der Aussenseite des Unterkiefers sich hinerstreckenden Hautsinnesorgane versorgt. Es ist schwer einzusehen, wie sich diese Auffassung mit der Thatsache reimen soll, dass die Chorda tympani bei den Amnioten zum Mundhöhlenboden resp. in die Zunge tritt, dass also, mit anderen Worten, ihr Verbreitungsgebiet hier wesentlich nach innen vom Unterkieferknochen zu suchen ist.

Der Ramus palatinus zieht, wie sein Name besagt, am Dach der Mundhöhle nach vorne und versorgt die Schleimhaut der

Mundhöhle. Er kann dabei Verbindungen mit dem R. maxillaris Trigemini eingehen (vergl. Fig. 200, 201) und als sogenannter N. petrosus superficialis major das Ganglion rhinicum durchsetzen. Von hier aus absteigend, gelangt er bei Säugern zur Muskulatur des weichen Gaumens.

Bei Säugern hat der Facialis seine sensiblen Elemente eingebüsst und tritt als rein motorischer Nerv bei höheren Typen mit seiner Hauptmasse in den Dienst der mimischen (Gesichts-) Muskeln, sowie des zu den letzteren im engsten Connex stehenden Hautmuskels des Halses, des Platysma myoides. Ein Rest des R. hyoideo-mandibularis tritt auch hier nach wie vor zu Visceralmuskeln (M. stylohyoideus, hinterer Bauch des Biventer).

Der Acusticus ist stets ein sehr kräftiger Nerv und zerfällt kurz nach seinem Austritt aus dem Gehirn in einen Ramus cochlearis und vestibularis. Ersterer zieht zur Schnecke, letzterer versorgt den übrigen Theil des Gehörlabyrinthes. Bezüglich genauerer Details verweise ich auf das Capitel über das Gehörorgan.

Vagusgruppe.

Unter der Vagusgruppe versteht man die in engen Beziehungen zu einander stehenden drei Nerven **Glossopharyngeus, Vagus** und **Accessorius Willisii.**

Während wir es bis jetzt nur mit Gehirnnerven zu thun hatten, die sich in ihrer Ausbreitung auf den Kopf beschränken, tritt uns hier ein Nervencomplex entgegen, der auf ein grösseres Körpergebiet übergreift, und bei dem uns die Vergleichung mit spinalartigen Elementen viel näher gelegt und zugleich viel leichter gemacht wird als dort. Es handelt sich nämlich von Seiten des Vagus nicht allein um Versorgung des noch im Bereich des Kopfes gelegenen Pharynx und Kiemenapparates, sondern auch um diejenige des Herzens, sowie des Larynx, beziehungsweise des ganzen Respirations-, sowie eines grossen Theiles des Digestionsapparates der höheren Wirbelthiere [1]). Der für diese Organsysteme bestimmte Theil des Vagus heisst Ramus intestinalis, und dieser schickt auch Zweige zur Schwimmblase.

Im Folgenden werden wir es zunächst nur mit dem IX. und X. Nerven zu schaffen haben, während der XI., als eine jüngere, erst bei Amnioten in die Erscheinung tretende Bildung (vergl. oben), gesondert besprochen werden wird.

Bei Fischen weist der vielwurzelige Ursprung des Vagus beziehungsweise des Glossopharyngeus, welch letzterer immer durch das vorderste Glied der ganzen Gruppe dargestellt wird, darauf hin, dass diese beiden Nerven zusammen einer Mehrheit von Spinalnerven gleich zu erachten sind. Dafür spricht auch ihre im Bereich des Vorderdarmes und des visceralen Bogenapparates erfolgende Aus-

[1]) Bei Protopterus kreuzt sich der Lungenzweig des Vagus ventralwärts vom Kopfende mit seinem Gegenstück, um dann auf der entgegengesetzten Seite an der dorsalen Lungenfläche nach rückwärts zu ziehen (W. N. Parker).

Auch beim Trigeminus (Bdellostoma Forsteri, Knochenfische) kann es zu Chiasmabildungen zwischen den Nerven beider Seiten kommen. Dasselbe gilt für den Hypoglossus (Gans, Strauss) und für den Laryngeus (Gans, Alligator, Python, Iguana).

strahlung, bei welcher sich eine gewisse Metamerie nicht verkennen lässt (vergl. Fig. 202).

Bei Petromyzonten besitzt der Vagus (im engeren Sinne) vier dorsale Wurzeln, welche sich zu einem zweilappigen Ganglion verbinden. Aus diesem entspringt, wie an jedem Spinalnerv, ein dorsaler und ein ventraler Ast, und nach vorne zu steht dasselbe durch eine Schlinge mit dem Ganglion N. facialis und dann weiterhin (indirect) mit dem Ganglion Gasseri in Verbindung.

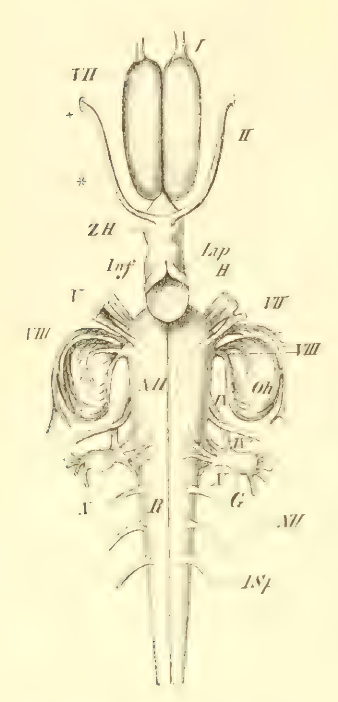


Fig. 204. Gehirn von Protopterus, ventrale Ansicht. *VH* Vorderhirn, *ZH* Zwischenhirn mit dem Infundibulum (*Jnf*), welches die Hypophyse (*H*) mit lippigem Saum (*Lip*) umgreift, *NH* Nachhirn, *R* Rückenmark, *Oh* Ohrkapsel. *I* N. olfactorius, *II* Opticus, * sein intracranieller Verlauf, † seine Durchtrittsstelle durch die Schädelwand, *V* Trigeminus mit dem Facialis (*VII*) verbunden, *VIII* die beiden Acustici, *IX* die eine Wurzel des Glossopharyngeus, *IX'* die andere, welche sich mit dem Ganglion (*G*) verbindet, *XII* Hypophyse, *1Sp* erster Spinalnerv.

Wie sich der Vagus bei Selachiern, Ganoiden und Dipnoërn verhält, und wie sich hier seine Beziehungen zum Hypoglossus gestalten, wird später erörtert werden. Seine dorsale Wurzelmasse kann hier aus einer Menge von Fasern (bis zu sieben) bestehen [1]).

Ein sehr starker, aus einer besonderen Wurzelportion sich constituirender Ast des Vagus, der oft doppelt und sogar dreifach entwickelt sein kann, läuft als **Ramus lateralis** [2]) bei Fischen, Dipnoërn und wasserbewohnenden Amphibien (resp. Amphibienlarven) an der Seite des Körpers nach hinten bis zur Schwanzspitze. Er liegt dabei entweder dicht unter der Haut oder, wie z. B. bei Selachiern und Dipnoërn, tiefer in der Muskulatur in der Nähe der Wirbelsäule; er kann auch einen längs der Rückenkante verlaufenden Zweig abgeben. (Vergl. das Capitel über die Hautsinnesorgane.)

Bei den Amnioten geht dieser Ramus lateralis Vagi bis auf unbedeutende Reste verloren.

Was die vom Kopf nach dem Schwanz zu fortschreitende Entwicklung der R. lateralis vagi anbelangt, so beobachtet man dabei ganz dieselben Vorgänge, wie bei allen übrigen zu den Hautsinnesorganen in Beziehung stehenden Nerven der Anamnia, mögen sie im Bereich des Trigeminus, Facialis, Glossopharingeus oder Vagus liegen, d. h. es handelt sich ursprünglich um eine so innige Verschmelzung der

---

[1]) Bei Selachiern, Ganoiden, Dipnoërn, Teleostiern und Ichthyoden verlässt der Glossopharyngeus den Schädel durch ein besonderes Loch, bei allen übrigen Hauptgruppen der Vertebraten existirt eine für die gesammte Vagusgruppe gemeinsame Oeffnung.

[2]) Nach den Autoren, welche im Vagus zwei Componenten erblicken, würde der R. lateralis den R. dorsalis, seine Ausstrahlung zu dem Respirationsapparat und Darm den R. ventralis darstellen.

Nervenelemente mit dem im Bereich der linea lateralis sich verdickenden Hornblatte, dass man an jenen Stellen, wo beide eng aneinander liegen, nicht sicher entscheiden kann, ob an der Uebergangsstelle die Zellenkerne zum Nerven oder zu dem betreffenden Hautsinnesorgane gehören. Später schnürt sich der Nerv von der Epidermis ab. Diese Befunde sind wichtig wegen der oben erwähnten Controverse, die bis vor Kurzem noch bezüglich der Frage nach der Entstehung der peripheren und in specie der sensiblen Nerven bestanden hat.

Das Verbreitungsgebiet des **Glossopharyngeus**, welcher ebenfalls aus sensiblen und motorischen Fasern besteht, liegt bei Fischen und kiemenathmenden Amphibien vorzugsweise im Bereich des ersten, dasjenige des ebenfalls gemischte Fasern führenden Vagus im Bereich aller nach hinten davon gelegenen Kiemenbogen resp. in deren Muskulatur und Schleimhaut. Wie das Spritzloch vom Facialis dorsalwärts umfasst wird, so umgreifen, wie oben schon erwähnt, ganz in derselben Weise der Glossopharyngeus und die Vagusäste in segmentaler Anordnung je eine Kiemenöffnung mit einem vorderen und hinteren Zweige (Fig. 202).

Mit der Umwandlung seines ursprünglichen Verbreitungsgebietes, d. h. des I. Kiemenbogens, endet der Glossopharyngeus als Geschmacksnerv in der Zunge (R. lingualis) und mit einem zweiten im Pharynx (R. pharyngeus). Diese Verhältnisse bahnen sich bei den Dipnoërn und Amphibien an und werden bei den Säugern zu den herrschenden.

Ein **Accessorius Willisii** tritt erst bei Reptilien deutlich in die Erscheinung und zeigt hier schon ein Verhalten, wie es durch die ganze Reihe der Säuger hindurch als typisch erscheint. Der Nerv entspringt im Bereich des Halsmarkes, d. h. vom Niveau des 4.—5. Cervicalnerven an, als ein langer, von Zeit zu Zeit Spinalnerven aufnehmender Collector. Neben dem vordersten Theile des Rückenmarkes und der Medulla oblongata nach vorne laufend, gelangt er endlich in den Schädel, verlässt diesen aber sofort wieder in Gemeinschaft mit dem Vagus. Er versorgt gewisse, zum Schultergürtel in Beziehung stehende Muskeln, wie den Sternocleidomastoideus und den Trapezius. Seine morphologischen Verhältnisse sind nach vielen Beziehungen hin sehr dunkel.

Nach VAN BEMMELEN'S Untersuchungen an Lacertilierembryonen reicht hier die Wurzelreihe des Accessorius aboralwärts gerade so weit, als die spinalen Ganglien nicht oder unvollständig entwickelt sind, d. h. also bis zum VI. Somit. Sie liegt in der Linie der dorsalen Spinalwurzeln und besteht in den jüngeren Entwicklungstadien aus einem zellenreichen Strang, welcher der Wand des Medullarcanals unmittelbar aufliegt und einen Theil der Nervenleiste darstellt.

Dieser Strang hängt mit dem dorsalen Ende des Ganglions am 6. und V. Somiten zusammen; ebenso existiren Verbindungen mit den rudimentären Ganglienanlagen, des IV., III. und II. Somits. Im vordersten Bereich des I. Myotomes biegt der Accessoriusstamm lateralwärts um, wendet sich ventral und vereinigt sich mit dem Vagus, sodass Vagus und Accessorius einen Nerven darstellen, der von der Nervenleiste am Hinterhirn entspringt und über das ganze Gebiet vom VI. Somit bis zum Ursprung des Glossopharnygeus sich erstreckt. In späteren Ent-

wicklungsstadien entspringt der zur dorsalen Seite der III., IV. und V. Kiementasche verlaufende Accessorio-Vagus mit mehreren directen Wurzelfäden, von denen der vorderste auf eine ziemlich bedeutende Strecke selbständig bleibt; alle diese Bündel enthalten in ihrem dorsalen Theil Ganglienzellen.

Aehnliche Beziehungen existiren zwischen dem Ganglion petrosum des Glossopharyngeus und der II. Kiementasche, sowie zwischen dem Ganglion geniculi N. facialis und der Tubawand.

Die spätere Kopf-Halsgrenze liegt zwischen dem IV. und V. Somiten; der V. Somit bezeichnet also die Bildungsstelle des Atlas, und es handelt sich somit bei Lacertiliern um vier Occipitalsomite.

Nervus hypoglossus.

Der zwölfte Hirnnerv, bei welchem sich die Umbildung eines zuvor rein spinalen Nerven in einen Cerebralnerven sozusagen heute noch z. Th. vor unseren Augen abspielt, entspricht stets einer Mehrheit von Nerven. Er besitzt sein Verbreitungsgebiet in gewissen am Boden der Mundhöhle liegenden, zwischen Schultergürtel, beziehungsweise Brustbein und Hyoidbogen, gelegenen Muskeln, sowie in den eigenen Muskeln der Zunge. Letzteres gilt namentlich für Säuger, wo jene Muskeln zur vollsten Entwicklung gelangen. In der Bahn des N. hypoglossus laufen auch cervicale Elemente herab und erzeugen den sogenannten Ramus descendens hypoglossi. Diesem absteigenden Ast gesellen sich in seinem Laufe noch weitere Cervicalnerven bei, wodurch die sogenannte Ansa hypoglossi gebildet wird. Aus allen diesen cervicalen Bahnen ziehen Zweige zu den Mm. sternohyoidei, sternothyreoidei, omohyoidei und Thyreo-hyoidei.

Bei Dipnoërn sieht man aufs Klarste, wie durch allmähliche Assimilation der ersten Cervicalwirbel seitens des Kopfskelets (vgl. dieses) der Hypoglossus, welcher bei gewissen Teleostiern und allen Amphibien nicht durch die Schädelwand hindurchtritt, sondern durch den I. Cervicalnerv dargestellt wird, in das Cavum cranii allmählich einbezogen wird. Zugleich besitzt er hier, wie mein Schüler Iversen nachgewiesen hat, auch bei erwachsenen Exemplaren noch zwei dorsale Wurzeln, wovon die hintere sogar noch mit einem Ganglion ausgestattet ist. Aehnliches gilt nach Pollard auch für Polypterus, und auch bei einigen Selachiern scheinen im erwachsenen Zustand Hypoglossuswurzeln vorzukommen. Bei Pristiurus-Embryonen finden sich nach A. Ostroumoff (Zoolog. Anz. XII. Jahrg. 1889) im Hypoglossusgebiet zwei Spinalganglien. Dieselben entsprechen den beiden letzten Wurzeln des genannten Nerven, während die erste cranialwärts liegende Wurzel desselben kein Ganglion erhält. Besagte Ganglien sind durchaus vergängliche Gebilde, wovon das vordere, schwächere, früher verschwindet als das zweite.

Allein nicht nur bei Selachierembryonen, sondern auch bei denjenigen aller übrigen Hauptgruppen der Wirbelthiere bis zu den Säugethieren hinauf sind im Laufe der letzten Jahre von den verschiedensten Seiten dorsale Hypoglossuswurzeln bezw. -Ganglien nachgewiesen worden. Allem nach handelt es sich dabei um einen Complex von vier Elementen.

Was das Verhältniss des Vagus zum Hypoglossus betrifft, so kreuzt bei Scylliumembryonen, wo sich noch vier occipitale Myotome

anlegen, der Vagus das I. und II. Myotom, bei Myotom III und IV dagegen treten besondere dorsale Wurzeln auf, die später wieder schwinden (FRORIEP). Sehr interessant liegen die Verhältnisse bei Dipnoërn und zwar speciell bei Protopterus. Hier sind, wie ich schon anno 1880 (vgl. Fig. 204) gezeigt habe, noch alle vier Hypoglossusstränge vorhanden. Die zwei ersten, ganz im Niveau des Vagus liegend, gelangen zu dessen Ganglion, die zwei hinteren brechen durch besondere Oeffnungen am Schädel hindurch. Jenseits desselben aber kommen alle vier wieder zur Vereinigung, und auch der I. Spinalis liefert noch eine Anastomose.

Sympathicus.

Das sympathische Nervensystem, dessen Verbreitungsgebiet, wie schon früher erwähnt, hauptsächlich im Tractus intestinalis (im weitesten Sinne), im Gefässsystem und in den drüsigen Organen des Körpers zu suchen ist, ist ein Abkömmling des spinalen Nervensystems, entsteht also, wie ich oben schon gezeigt habe, ontogenetisch später.

Der erste Anstoss zur Bildung des N. sympathicus scheint nicht, wie man früher annahm, von den Spinalganglien selbst auszugehen, sondern von den sogen. Rami communicantes. Da, wo nämlich die dicken Spinalnervenstämme auf die dorsale Cölomgrenze stossen, spaltet sich von ihnen (dies gilt z. B. beim 7 mm langen menschlichen Embryo) ein kurzer Visceralast ab, welcher der Aorta zustrebt. Einige Fäden erreichen diese, andere biegen in die Längsrichtung um. Wenn nun auch die Abkunft der sympathischen Ganglien von den spinalen kaum mehr bezweifelt werden kann, so ist der betreffende Bildungsmodus im Speciellen doch noch nicht ganz klar erkannt; um eine einfache Abschnürung scheint es sich nicht zu handeln, sondern es findet offenbar eine Ueberwanderung von unreifen beweglichen Elementen aus den Spinalganglien in das Gebiet des sich bildenden Sympathicus statt. Die Grenzstrangganglien sind wohl ihrerseits wieder als die Ausgangspunkte der visceralen Ganglien zu betrachten, und es lässt sich das, wesentlich entlang den Gefässbahnen vor sich gehende, schrittweise Hereinwachsen der Herznerven und Herzganglien in ihr Organ feststellen.

Auf Grund ihrer Anlage besitzen die sympathischen Ganglien, so gut wie die Spinalganglien, ursprünglich eine segmentale Anordnung. Sie können unter sich durch Längscommissuren verschmelzen, woraus dann ein gegliederter, paariger, seitlich von der Aorta gelegener Strang entsteht, den man als **Grenzstrang des Sympathicus** bezeichnet. Letzterer ist also eine secundäre Erwerbung, d. h. er entsteht onto- und phylogenetisch erst später[1]). Von ihm strahlen unter reichlichen Plexusbildungen die Bahnen aus zu

[1]) Im Hinblick auf diese seine Entwicklungsgeschichte lassen sich auch die häufig auftretenden Anomalieen, welche sich im mangelhaften Auftreten des sympathischen Grenzstranges äussern, leicht erklären. So kommt es zuweilen nur zu einer unvollkommenen Differenzirung eines Ganglions oder es unterbleibt dieselbe gänzlich, in welchem Falle dann der sympathische Grenzstrang eine locale Unterbrechung zeigt. Wieder in andern Fällen bleibt das Verbindungsstück zwischen dem spinalen und dem sympathischen Ganglion sehr kurz, oder es zieht sich in einen langen Faden aus.

den oben genannten Organsystemen, während andererseits, wie bereits erörtert wurde, ab origine eine Verbindung mit dem Centralnervensystem gegeben ist[1]).

Der Sympathicus beschränkt sich in seiner Lage nicht allein auf die Wirbelsäule, sondern er greift auch auf den Schädel über und steht dort mit einer Reihe von Gehirnnerven in ähnlichen Verbindungen, wie dies im Bereich des Rückenmarks mit den Spinalganglien der Fall ist.

Der ursprünglich segmentale Charakter zeigt sich später häufig verwischt, und dies gilt in erster Linie für jene Regionen, wo aus irgend welchen Gründen eine mehr oder weniger starke Modification der ursprünglich metameren Körperanlage stattgefunden hat, d. h. für die Hals-, Rumpf- und Sacralgegend.

Bei Amphioxus[2]) ist ein sympathisches Nervensystem nicht nachzuweisen, und auch bei Petromyzonten resp. Ammocoetes erscheint es rudimentär, es kommt zu keinem Grenzstrang. Gleichwohl aber lassen sich zum Tractus intestinalis und zum Gefässsystem ziehende Plexusbildungen wohl constatiren[3]). Ein durchgreifender Differenzirungsprocess tritt erst bei höheren Fischen auf, und zwar phylogenetisch wie ontogenetisch am Kopf anfangend und caudalwärts fortrückend. So besitzen z. B. die Teleostier bereits einen wohlausgebildeten Kopftheil des Sympathicus, und auch in anderen Körperregionen ist ein Sympathicus schon z. Th. entwickelt.

Bei Dipnoërn ist bis dato noch keine Spur eines Sympathicus nachgewiesen.

Was die Amphibien anbelangt, so steht hier das sympath. Nervensystem auf einer hohen Stufe der Ausbildung. Dies gilt in gleicher Weise für Anuren wie für Urodelen und Gymnophionen. Ich selbst habe vor vielen Jahren in Ecker's „Frosch" eine detaillirte Beschreibung über die betr. Verhältnisse bei Anuren gegeben und in meiner Monographie über die Gymnophionen finden sich auch einige hierauf bezügliche Beobachtungen. Das sympathische System der Urodelen hat in jüngster Zeit von Oskar Anderson eine sehr gründliche Bearbeitung erfahren, aus welcher ich folgende Punkte hervorheben will:

Man kann bei Urodelen zwei verschiedene Formen des sympathischen Nervensystems: den Salamandrinen- und Ichthyoden-Typus unterscheiden. Der erstere ist der einfachere und erinnert ein wenig an den-

[1]) Ueber die Entstehung der peripheren, in den Eingeweiden liegenden sympathischen Ganglienzellen müssen im Einzelnen noch weitere Untersuchungen angestellt werden, allein es kann jetzt schon als sicher betrachtet werden, dass es sich, wie oben schon erwähnt wurde, stets um ein entlang den Gefässbahnen erfolgendes Einwachsen sympathischer Elemente vom Grenzstrang her handelt (vgl. über die Details die Arbeit von W. His, junior).

[2]) Ueber die Natur der von meiner Schülerin, Miss J. Platt, bei Amphioxus nachgewiesenen, ventral von den motorischen Spinalnerven aus dem Rückenmark austretenden und gegen die Chorda dorsalis hinstrebenden Fasern müssen noch weitere Untersuchungen angestellt werden.

[3]) Nach A. Dohrn finden sich bei Petromyzonten sympathische Ganglienzellen nur im Bereich jenes Rumpfabschnitts, welcher sich von der Basis des sogen. Penis bis zum Ende der letzten Nierencanäle, d. h. bis zu den Nierenausführungsgängen, erstreckt. Die meisten liegen dicht unter den Afterflossenmuskeln, über den Nierengängen, ferner aussen von der parietalen Wand der Peritonealhöhle, wiederum den Muskeln angelagert. Seltener trifft man sie in den Scheidewänden zwischen den beiden Nierengängen, sowie zwischen Nierengang und Peritonealhöhle, oder auch oberhalb des Darmrohres.

jenigen der Anuren; allein es existirt im Gegensatz zu letzteren kein Kopftheil, während andererseits ein Caudaltheil sehr wohl entwickelt ist. Der N. sympathicus der Salamandrinen beginnt am Vagusganglion und setzt sich als ein, in der Regel mit metameren Ganglien versehener Grenzstrang der Aorta entlang durch den ganzen Rumpf und von hier aus, wie bei Teleostiern, in den Hämalcanal des Schwanzes bis in die Nähe der Schwanzspitze fort[1]). Er steht mit jedem Spinalnerven durch einen R. communicans in Verbindung. In der Höhe der Arteria subclavia und iliaca bilden die beiden Grenzstränge — und dies ist für den Sympathicus aller Urodelen charakteristisch — einen mit Ganglien versehenen Plexus und stehen an zwei Stellen miteinander in Verbindung.

Die Ichthyoden (so wenigstens Menobranchus) besitzen einen Kopftheil des Sympathicus. Beim Axolotl wird derselbe vermisst; bei Siren und Amphiuma soll er nach J. G. Fischer vorkommen. Der Rumpftheil löst sich bei Menobranchus im Abdomen in zwei der Aorta folgende, miteinander communicirende Nervenplexus auf. Bemerkenswerth ist das, am besten bei Menobranchus entwickelte, collaterale, sympathische Nervensystem, das wahrscheinlich in naher Beziehung zu der eigenthümlichen Gefäss-Anordnung steht, die sich bei den Ichthyoden für die Blutversorgung der Rumpfmuskulatur entwickelt hat. Bei Salamandra findet sich nichts hievon; bei Siredon und Amblystoma treten die ersten Spuren eines solchen als R. intermedii auf. — Bei Menobranchus zeigt das collaterale sympathische Nervensystem bemerkenswerthe Aehnlichkeit mit dem Halssympathicus der Crocodilier und Vögel, d. h. auch hier spaltet sich der Grenzstrang in zwei Aeste, von denen der eine der Art. vertebralis folgt.

III. Sinnesorgane.

Die specifischen Elemente der Sinnesorgane nehmen, wie das gesammte Nervensystem, ihren Ursprung aus dem äusseren Keimblatt, dem „Sinnesblatt". Sie sind also epithelialer Herkunft und setzen sich durch Nervenfasern mit dem centralen Nervensystem, woselbst die Sinneseindrücke zum Bewusstsein kommen, secundär in Verbindung. Im Laufe der Phylogenese hat sich ein Theil der ursprünglich im Bereich der Haut liegenden Sinnesapparate zu **Sinnesorganen höherer Ordnung** differenzirt. Dies gilt z. B. für das Seh-, Geruchs-, Geschmacks- und Gehörorgan. Während diese bei allen Vertebraten in ihrem Auftreten an den Kopf, allwo sie in Buchten und Höhlungen des Schädels („Sinneskapseln") geborgen liegen, gebunden sind, verharrt die zweite grosse Gruppe von Sinnesorganen ab origine zum grössten Theil im Bereich des Integumentes; man bezeichnet sie deshalb als **Hautsinnesorgane**. Sie dienen zur Vermittelung des Tast-, Druck- und Temperaturgefühls.

Was die Beziehungen der Sinneszellen zu den Nerven anbelangt, so findet nach unseren jetzigen Kenntnissen nur beim Geruchsorgan ein directer Uebergang, d. h. geradezu ein Aufgehen beider in-

[1]) Für die morphologische Stellung des Schwanzes ist das Vorkommen des sympathischen Nervensystems in dem von den ventralen Bögen der Schwanzwirbel gebildeten Raum auch nicht ohne Bedeutung. Es spricht stark für die Ebenbürtigkeit dieses Raumes mit dem von den Rippen umschlossenen.

einander statt. Nur in diesem Falle kann man bei Wirbelthieren von Ursprungszellen peripherer Nervenfasern sprechen; bei allen anderen, genau auf diesen wichtigen Punkt geprüften Sinnesapparaten handelt es sich nur um ein appositionelles Verhältniss zwischen Sinneszelle und Nerv, d. h. also um Contactbeziehungen.

Bei vielen Sinnesorganen, wie namentlich bei allen höheren, existiren ausser den eigentlichen Sinneszellen auch noch Stütz- bezw. Isolationszellen, welch letztere ebenfalls ektodermalen Ursprungs sind. Ausser dem Ektoderm betheiligt sich am Aufbau der Sinnesorgane auch noch das Mesoderm. Dieses liefert theils schützende Hüllmassen und leitende Canäle, theils bewegende und ernährende Elemente, d. h. Muskeln, Blut- und Lymphbahnen.

Bei den Hautsinnesorganen der wasserbewohnenden Anamnia trifft man regelmässig stabförmige bezw. keulen- oder birnförmige Sinneszellen. Dasselbe gilt für alle höheren Sinnesapparate, und dies ist deshalb sehr bemerkenswerth, weil hier wie dort das umgebende Medium ein feuchtes ist.

Wird das Wasserleben aufgegeben, so trocknen die obersten Epidermislagen (vergl. die Amphibien) aus, und die Hautsinnesorgane rücken unter gleichzeitiger Formänderung in die Tiefe. Auf Grund dieses Verhaltens wird man bei höheren Vertebraten, d. h. von den Reptilien an aufwärts, andere Hautsinnesorgane erwarten dürfen, und diese Erwartung bestätigt sich denn auch in der That, insofern es sich nunmehr um Ganglienzellen und feinste intercellular verlaufende Nervennetze, sogenannte freie Nervenendigungen, handelt.

Hautsinn.

1) Stäbchenförmige Organe bei Fischen, Dipnoërn und Amphibien.

a) Nervenhügel.

Fische und **Amphibien.**

Schon in der Haut des Amphioxus macht sich ein Differenzirungsprocess in dem epithelialen Belag der äusseren Haut, zumal in der Gegend des Kopfes, bemerklich. Zwischen den gewöhnlichen Cylinderzellen treten da und dort birn- oder auch stäbchenförmige Zellen auf, deren basales Ende mit einem Nerven in Contact steht, und deren freies Ende ein ins Wasser hinausragendes Haar trägt. Ihre Lagerung am Körper ist keine regelmässige, bemerkenswerth ist aber, dass sie an gewissen Stellen, wie z. B. an den die Mundöffnung umgebenden Cirrhen, zu Gruppen zusammentreten, sodass sie hier schon den Anfang von Nervenendorganen darstellen.

Wenn es auch noch nicht ausgemacht ist, ob von einem directen Anschluss jener Organe an die unter dem Namen der Nervenhügel und Nervenknospen bekannten Hautsinnesapparate der übrigen Fische die Rede sein kann, so ist doch immer die Thatsache bemerkenswerth, dass auch die genannten Apparate — und dasselbe gilt für die Amphibien — ontogenetisch stets mit der Bildung einer einzigen Sinneszelle einsetzen, aus deren Theilung dann die folgenden Sinneszellen hervorgehen.

Stets handelt es sich dabei — die Bildung setzt zuerst am Kopfe ein und schreitet von da gegen den Schwanz fort — um centrale,

in meilerartiger Anordnung liegende, sowie um periphere, mantelartig darum gruppirte Zellen. Erstere werden von Nervenfasern umstrickt, tragen an ihrem freien Ende ein starres, cuticulares Haar und sind als die eigentlichen Sinneszellen aufzufassen (Fig. 205 *CZ*). Die andern (*MZ*, *MZ*[1]) fungiren nur als Stützmaterial (Fig. 208 *a*, *b*, *c*). Bei Jugendformen lassen sich nur einerlei Zellen unterscheiden. Ferner ist noch hervorzuheben, dass die einzelnen Nervenendorgane der Haut, wie man leicht constatiren kann, sich aus einheitlichen epithelialen Streifen sondern, die sich auflösen. Es findet also, wie dies auch für die einzelne Sinneszelle gilt (s. oben) eine Vermehrung solcher Organe embryonal durch Theilung einheitlicher Anlagen statt.

Falls die Organe frei auf der äusseren Haut sitzen — und dies ist in embryonaler Zeit immer der Fall —, kann sich auf ihrer Kuppe eine zarte, aus dem Secret der Stützzellen gebildete (Solger) Röhre erheben, in welche die Endborsten der Sinneszellen eintauchen, und die sich an ihrem freien Ende gegen das umgebende Wasser hinaus öffnet. Nach anderen Autoren handelt es sich bei jener Röhre um eine Cuticularbildung.

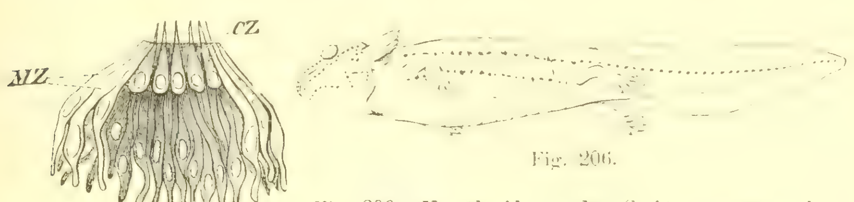


Fig. 206. Vertheilung der Seitenorgane einer Salamanderlarve. Nach Malbranc.

Fig. 205. Freistehender Nervenhügel, durchschnitten. Die cuticulare bezw. Secret-Röhre und die umgebenden Epidermiszellen sind weggelassen. *CZ* Centrale (Sinnes-)Zellen, *MZ*, *MZ*[1] Mantelzellen.

Während nun diese Organe bei Dipnoërn[1]) und wasserbewohnenden Amphibien — und dahin gehören ausser den Ichthyoden und Derotremen die Larven sämmtlicher Amphibien — ihre periphere, freie Lage im Niveau der äusseren Haut beibehalten[2]), können sie bei Fischen (z. Th. gilt dies auch für

[1]) Bei Dipnoërn sind die betreffenden Apparate nicht auf die Seitenlinie beschränkt, sondern sitzen auch am übrigen Körper, und zwar dorsal- wie ventralwärts. Der Kopf, und hier namentlich die Umgebung des Mundes, ist besonders reichlich damit versorgt. In der Haut finden sich grubige Einsenkungen, die Knochen selbst bilden aber nie schützende Furchen oder gar Canäle. Auch die Organe der Seitenlinie werden nicht von Schuppen überlagert. Dass die Hautsinnesorgane bei Protopterus auch während des Sommerschlafes, wo er sozusagen ein terrestrisches Dasein führt, persistiren können, beruht auf der feuchten, schleimigen Umhüllung des Thieres, d. h. auf der fortdauernden Secretion der Becherzellen und mehrzelligen Hautdrüsen (vergl. das Integument). (W. N. Parker.)

[2]) Zu Zeiten, wo die Amphibien das Wasserleben aufgeben (Larvenmetamorphose), sinken die betr. Sinnesorgane in die tieferen Lagen der Haut herab, werden dadurch, dass die Epidermis über ihnen zusammenwächst, von der Aussenwelt abgeschlossen und gehen eine Rückbildung ein. Während sie nun bei allen Anuren und gewissen caducibranchiaten Amphibien gänzlich zu Grunde gehen, bleiben sie bei anderen Urodelen (Salamandrina, Amblystoma, Triton) das ganze Leben erhalten, und kehren, wenn die betr. Thiere das Wasser aufsuchen, wieder an die Oberfläche zurück.

Dipnoër) in postembryonaler Zeit in Rinnen oder auch in vollständige Canäle eingeschlossen werden, die entweder nur von der Epidermis oder, was viel häufiger der Fall ist, von den Schuppen und den Kopfknochen gebildet werden und die sich von Stelle zu Stelle nach aussen öffnen. Dadurch erhalten sie eine geschützte Lage, und die obgenannte hyaline Röhre geräth in Wegfall.

Die Vertheilung dieser Sinnesapparate, für welche ein das ganze Leben dauernder Regenerationsprocess zu constatiren ist, erstreckt sich über den gesammten Körper; doch lassen sich im Allgemeinen gewisse,

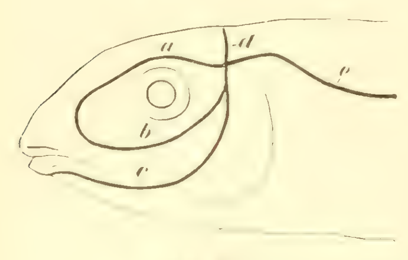


Fig. 207.

Fig. 207. Vertheilung des Seitencanalsystems bei Fischen. Schema. *a* Supra-, *b* infraorbitaler, *c* mandibularer, *d* occipitaler, *e* lateraler, seitlich am Rumpf verlaufender Zug.

Fig. 208. Nervenhügel eines Urodelen, schematisch. *a*, *a* Zellen der Epidermis, durch welche die Neuro-Epithelien *b*, *b* durchschimmern, *c* deren Endborsten (die peripheren Mantelzellen sind nicht abgebildet), *R* die hyaline Röhre (Secretproduct), *N* die zutretenden Nervenfasern, welche an den Neuro-Epithelien ausstrahlen.

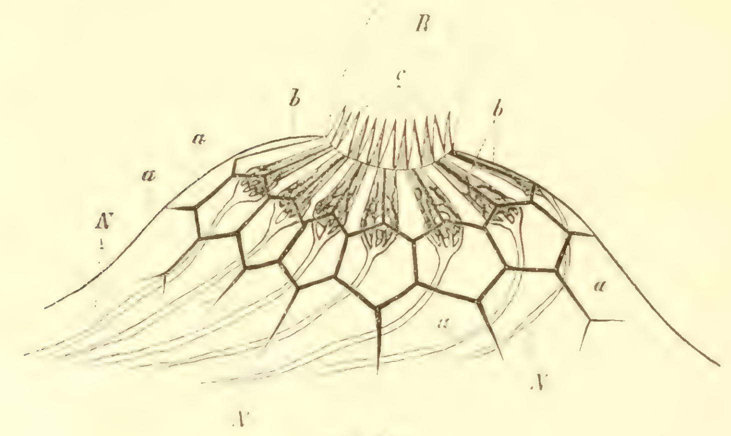


Fig. 208.

mit grosser Constanz auftretende Hauptzüge unterscheiden. Dies gilt z. B. für den reichlich damit ausgestatteten Kopf, wo der Verlauf in der Regel so erfolgt, wie dies in der Figur 207 dargestellt ist; von hier aus setzen sich die Organe in metamerer Anordnung[1]), und stets durch nervöse Längscommissuren untereinander verbunden, in einer, oder, wie z. B. bei Proteus und allen Amphibienlarven, in mehreren „Seitenlinien" längs den Flanken des Körpers nach hinten bis zur Schwanzflosse fort (Fig. 206). Diesem Umstand ver-

[1]) Obwohl bei Neunaugen ein wohl entwickelter (bei Ammocoetes mit dorsalen und ventralen Spinalnerven in Verbindung stehender) Nervus lateralis Vagi vorhanden ist, so ist hier doch das System der Seitenlinie noch ganz regellos, indem die betreffenden Sinnesorgane wie zersprengt aussehen und durchaus keine streng segmentale Anordnung zeigen.

danken sie den von manchen Autoren gebrauchten Namen der **„Seitenorgane"**; sie werden vom Trigeminus, Facialis, Glossopharyngeus und dem Vagus mittelst seines bei den Gehirnnerven schon nach verschiedenen Richtungen hin gewürdigten Ramus lateralis versorgt[1]).

Bei Rochen und Ganoiden kommen freistehende Nervenhügel nicht vor, und auch bei Selachiern spielen sie nur eine untergeordnete Rolle; bei allen diesen Fischen sind die betreffenden Sinnesorgane mehr oder weniger tief in die Haut, d. h. in Canäle oder Halbcanäle eingesenkt, welche aus Wucherungen der Epidermis gegen das Corium hinein entstehen und ausserordentlich reiche Verzweigungen zeigen (vergl. hierüber S. Garman und Coggi).

Dazu kommen aber noch besondere Modificationen der Nervenhügel, die man bei den Torpedineen, für welche sie specifisch sind, als **Savi'sche Bläschen**[2]), bei Ganoiden als **Nervensäckchen** und bei Selachiern als **Ampullen** bezeichnet. Alle drei sind auf den Kopf und vorderen Rumpftheil beschränkt und sitzen am reichlichsten an der Schnauze. Sie entstehen aus einer Verdickung und späteren Einstülpung der Epidermis, auf deren Grund sich die Neuro-Epithelien differenziren. Während die Organe der Ganoiden die einfache Sackform beibehalten und die Savi'schen Bläschen von der äusseren Haut gänzlich abgeschlossen sind, stellen die Ampullen kleine Röhrchen dar, welche sich an ihrem Grund unter Bildung einer oder mehrerer Ausbuchtungen („Ampullen") erweitern. Letztere können von sehr verschiedener Form, länglich, oval oder traubenartig gelappt sein. Sie werden durch das von der Wand her radienartig einspringende Bindegewebe voneinander abgekammert und sind von einer gallertigen Masse erfüllt. Die Nervenendorgane beschränken sich auf die Ampullen und setzen sich auf das röhrenförmige Ansatzstück nicht fort. Nach G. Fritsch würde es sich bei den Ampullen nur um Secretionsorgane handeln (?).

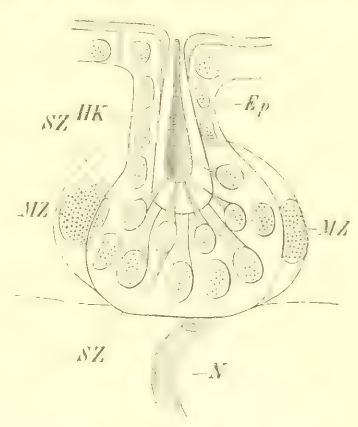


Fig. 209. Ein „Nebenohr" aus der Haut von Epicrium glut. Nach P. und F. Sarasin. *N* Nerv, *SZ* Sinneszellen, *MZ* Mantelzellen, *Ep* Zellen der Epidermis, *HK* „Hörkeulchen."

Eine eigenthümliche Modification der Nervenhügel ist durch die beiden Sarasin bei den eben zum Ausschlüpfen reifen Embryonen eines Schleichenlurchs (Epicrium glutinosum) bekannt geworden. Es handelt sich um flaschenartige, in der Kopfhaut zerstreute Gebilde, an denen man ein nach aussen offenes Halsstück und eine erweiterte Basis unterscheiden kann (vgl. Fig. 209). Letztere zeigt, wie die eigentlichen Nervenhügel, im Innern ein Sinnesepithel, welches von grossen Mantelzellen umschlossen wird. Die langen Endborsten der Sinneszellen sollen einen im Hohlraum

[1]) Bezüglich des Seitennervensystems des Zitterwelses, wo es sich um einen Längscanal handelt, von dem aus von Stelle zu Stelle schornsteinartige Nebenröhren zur Hautoberfläche führen, verweise ich auf die im Literaturverzeichniss über die elektrischen Organe aufgeführte Arbeit von G. Fritsch.

[2]) Vergl. hierüber die Untersuchungen von Garman, Coggi und G. Fritsch.

des Organs liegenden, keulenförmigen Körper (Fig. 209 *HK*) derart in der Schwebe halten, dass derselbe die Wand berührt[1]).

Ueber andere, stiftchenartige Endapparate, wie sie in der Epidermis der verschiedensten Amphibien in grosser Menge nachgewiesen worden sind, lässt sich vor der Hand noch kein bestimmtes Urtheil abgeben.

Was nun die Function der Nervenhügel anbelangt, so lässt sich mit voller Sicherheit darüber nichts behaupten. Jedenfalls sind sie uralte Sinnesorgane, denn man hat ihre Spuren bereits bei den Selachiern des Jura, ja sogar schon bei den devonischen Cephalaspidae und Pteraspidae nachgewiesen, und ich betrachte auch die sogenannte „Brille" von Archegosaurus als hierher gehörig. Sicherlich spielten und spielen heute noch jene Organe bei der Perception der im umgebenden Wasser vor sich gehenden Erschütterungen (Wellenbewegungen) eine grosse Rolle, wovon sich Jeder überzeugen kann, der, vom Fisch selbst ungesehen, irgend einen Gegenstand in dessen Umgebung ins Wasser wirft. Stets wird der Fisch blitzschnell durch eine Bewegung darauf reagiren und dem Ausgangspunkt der Bewegung zuschwimmen. Es erinnert dies an eine Thatsache, deren Mittheilung ich Herrn Prof. Keibel verdanke. Wirft man nämlich einen Stein nach einer am hellen Tage im Fluge begriffenen Fledermaus, so schiesst sie, durch die Luftwellen orientirt, darauf los.

b) Endknospen.

Die Nervenhügel durchlaufen in ihrer Entwicklung ein Stadium, welches gänzlich mit den Nervenknospen übereinstimmt, und man wird nicht fehlgehen, wenn man letztere als phyletisch ältere Organe, welche einer geringeren Differenzirung unterliegen, betrachtet. Zwischen beiden existiren die allerverschiedensten Uebergangsstufen, und eine scharfe Grenze lässt sich nicht aufstellen.

Im Gegensatz zu den Nervenhügeln, welche das Bestreben zeigen, sich nach der Tiefe zurückzuziehen, ragen die Endknospen meist kuppenartig über das Niveau der Epidermis hervor. Sie besitzen geringere Formverschiedenheiten als jene, zeigen aber sonst im Bau viel Uebereinstimmendes, d. h. man kann auch hier die centrale Zone der Neuro-Epithelien und aussen den Manteltheil unterscheiden. Während aber die borstentragenden, centralen Neuro-Epithelien der Nervenhügel eine kurze Birn- oder Keulenform besitzen, zeigen sie bei den Endknospen eine den Mantelzellen vollkommen gleiche Länge, d. h. sie erstrecken sich durch das ganze Organ hindurch.

Fische. Bei Petromyzonten und den meisten Selachiern noch auf einer primitiven Entwicklungsstufe stehend, spielen die Endknospen in voller Ausbildung bei Ganoiden und Teleostiern die Hauptrolle und sind in regelloser Anordnung über den ganzen Körper verbreitet. Am zahlreichsten finden sie sich an den Flossen, den Lippen, Lippenfalten, Barteln und in der Mundhöhle bis in den Schlundanfang hinunter. Bezüglich ihrer feineren Structur

[1]) Es erscheint mir mehr als wahrscheinlich, dass es sich dabei um ein Büschel verklebter Sinneshaare handelt und dass die Otolithenähnlichkeit auf der Einwirkung der Reagentien beruht. Die ganze Deutung des Organs als Nebengehörapparat ist überhaupt sehr fraglich.

in der Mundhöhle der Fische, sowie über die in ihren Bereich fallenden Nervenendigungen verweise ich auf die Arbeit von M. v. LENHOSSÉK im Anat. Anzeiger, VIII. Jahrg. 1893.

Jene Lagebeziehungen sind sehr bemerkenswerth, denn von den **Dipnoërn**[1]) und **Amphibien** an, durch alle höheren Thierklassen hindurch, beschränken sich die Endknospen auf die Mundhöhle und kommen ausserhalb derselben nicht mehr vor. Sie sitzen bei Dipnoërn, Amphibien und deren Larven auf Papillen der Mucosa, an den Rändern des Ober- und Unterkiefers, am Gaumen, in der Umgebung des Vomers und auf dem Gipfel der Papillae fungiformes der Zunge.

Bei **Reptilien** ist ihre Verbreitung schon eine etwas beschränktere, und dies leitet zu den **Säugethieren** hinüber[2]), wo sie sich am zahlreichsten auf der Zunge finden. Man begegnet ihnen übrigens auch noch am weichen Gaumen und im Rachen, weit hinab bis in den Kehlkopfeingang hinein.

Auf der Zunge zeigen sie sich an die formell sehr verschiedenen Papillae vallatae und fungiformes, sowie an die seitlich am hinteren Zungenrand sitzende Papilla foliata[3]) gebunden und fungiren, mehr in die Tiefe sich zurückziehend, als **Geschmacksorgane**. Bezüglich ihrer feineren Structurverhältnisse verweise ich auf die trefflichen Arbeiten von F. HERMANN, G. RETZIUS und M. v. LENHOSSÉK. Die beiden letztgenannten Autoren haben neuerdings geschildert, wie die Sinneszellen von den Nervenenden korbartig umfasst werden.

c) Tastzellen und Tastkörperchen.
(Terminale Ganglienzellen.)

Bei den Tastzellen und Tastkörperchen ist jede directe Communication mit der Oberfläche der Epidermis auszuschliessen, und es handelt sich um keine Stützzellen mehr.

Zum erstenmal begegnen wir zu Gruppen („Flecken") vereinigten „**Tastzellen**" bei **ungeschwänzten Amphibien**[4]), wo sie, z. Th. auf

[1]) Bei den Dipnoërn finden sie sich vielleicht auch noch in der Haut.

[2]) Bei der Ringelnatter und den Vögeln sind bis jetzt keine Endknospen nachgewiesen.

[3]) Nach GMELIN sollen die Papillae vallatae nicht aus den Papillae fungiformes hervorgegangen sein, und ebensowenig die Papilla foliata aus einer Papilla vallata. Die beiden letzten Organe sind in ihrer Entstehung unabhängig voneinander; Uebergangsformen werden zwischen beiden nicht beobachtet, vielmehr hat jede Papille ihren bestimmten Standort.

Nicht die „Papille" ist die Grundform des Geschmacksorgans, sondern formbestimmend für dasselbe ist die Anlage des „Grabens". Dieser ist hervorgegangen zu denken aus der Verschmelzung einzelner, mit Sinnesepithelien ausgestatteter Drüsenausführungsgänge (seröse Drüsen). Der Graben ist homolog den auf dem Zungengrund sich findenden Höhlen der Balgdrüsen und Tonsillen. Eine Reihe von Uebergangsformen spricht dafür, dass man diese Bildungen des Zungengrundes als die Vorstufen der Geschmacksfurche (d. h. des „Grabens") anzusehen hat.

[4]) Ob sich, wie dies von J. BROCK behauptet wurde, auch schon bei Fischen, wie z. B. bei dem Lophobranchier Gasterotokeus, tastkörperchen- und kolbenförmige Organe vom Bau derjenigen höherer Vertebraten finden, lässt sich vor der Hand nicht mit Sicherheit entscheiden, da die zutretenden Nerven bis jetzt noch nicht gesehen wurden.

kleinen Wärzchen stehend, über die Haut des ganzen Körpers verbreitet sind (Fig. 211 *a, a*). Bei **Reptilien** liegen sie vorzugsweise im Bereich des Kopfes, an den Lippen, der Wangengegend und an der Schnauze, doch sind sie auch, wie z. B. bei Blindschleichen, über den ganzen Körper verbreitet. Bei Schlangen und ebenso bei **Vögeln**[1]) sind die Tastzellen auf die Mundhöhle (Zunge) und den Schnabel (Wachshaut) beschränkt, bei beiden aber treten sie schon viel enger zusammen und bilden förmliche Pakete, d. h. „**Tastkörperchen**". Dieselben sind von einer kernführenden, bindegewebigen Hülle umgeben, und diese schickt Scheidewände ins Innere, wodurch die einzelnen Tastzellen voneinander theilweise abgekammert werden. Eine Modification der Tastkörperchen sind die ebenfalls im Vogelschnabel vorkommenden Grandry'schen Körperchen. (Das Nähere darüber ist aus Fig. 213 zu ersehen.)

Bei **Säugethieren** liegen die Tastzellen entweder isolirt, wie z. B. an unbehaarten Körpertheilen, oder es handelt sich um ovale, aus einer mehrschichtigen, kernführenden Hülle gebildete Körperchen, in die ein Nerv eintritt, um sich darin knäuelartig aufzuwickeln und in einer oder mehreren terminalen Ganglienzellen zu endigen (Fig. 211, 212).

Die Tastkörperchen der Säuger sind am einfachsten an der Glans penis et clitoridis gebaut. Ob sie an behaarten Stellen vorkommen, ist zweifelhaft; sicher ist aber, dass die Haare, und namentlich die Tastborsten, durch reichliche Versorgung mit Nerven zu vorzüglichen Tastorganen sich gestalten.

Am zahlreichsten und zugleich am schönsten entwickelt finden sich die Tastkörperchen an der Volar- und Plantarfläche der Hände und Füsse, an der Cornea und an der Nase (Rüssel).

Zu ganz ausserordentlicher Entwicklung gelangen sie nach den Befunden Th. Eimer's an der Maulwurfsschnauze, die dadurch zu einem mit mehr als 5000 Papillen und circa 150 000 Nerven-Endfäden ausgestatteten, überaus feinen Sinnesapparat wird, welcher dem Thier auf seinen unterirdischen Wegen als einziger Führer dient. — Diese Thatsache, dass gewisse Sinnesorgane in Anpassung an die äusseren Verhältnisse vicarirend für andere eintreten können, ist von hohem Interesse und findet auch in der Reihe der Wirbellosen, bei Vertretern der Höhlen- und Tiefsee-Fauna, zahlreiche Belege. Ich werde bei der Schilderung des Geruchsorgans der, ebenfalls ein nächtliches Leben führenden, Gymnophionen noch einmal darauf zurückkommen.

In letzter Zeit wurde von Fr. Merkel auf die sog. Papilla palatina des Menschen, als auf ein eigenthümliches, in seiner Form wechselndes Gefühlsorgan aufmerksam gemacht. Dasselbe liegt zwischen den mittleren Zähnen des Oberkiefers und prominirt daselbst am harten Gaumen als ein kleiner glatter Wulst, welcher sich in der Mittellinie etwa einen Centimeter weit nach hinten erstreckt. Zu beiden Seiten desselben sieht man meist eine taschenartige Vertiefung, den blind endigenden Zugang zum Ductus nasopalatinus. Im Innern der Papille findet sich beim Er-

[1]) Besonders reichlich ist die Zunge des Buntspechtes mit Pacini'schen Körperchen besetzt, sodass die Orientirungsfähigkeit der Zunge dieses Thieres einen sehr hohen Grad erreichen muss. Es ist dies die nervenreichste oder wenigstens an Sinnesorganen reichste Vogelzunge, denn es ist zwischen den Nervenendapparaten fast gar keine Zwischensubstanz vorhanden (Ludwig Ferdinand, Prinz von Bayern).

wachsenen ausser Bindegewebsfasern, zahlreichen Nerven und Blutgefässen nicht selten ein kleines Knorpelkörperchen. Verhältnissmässig am grössten

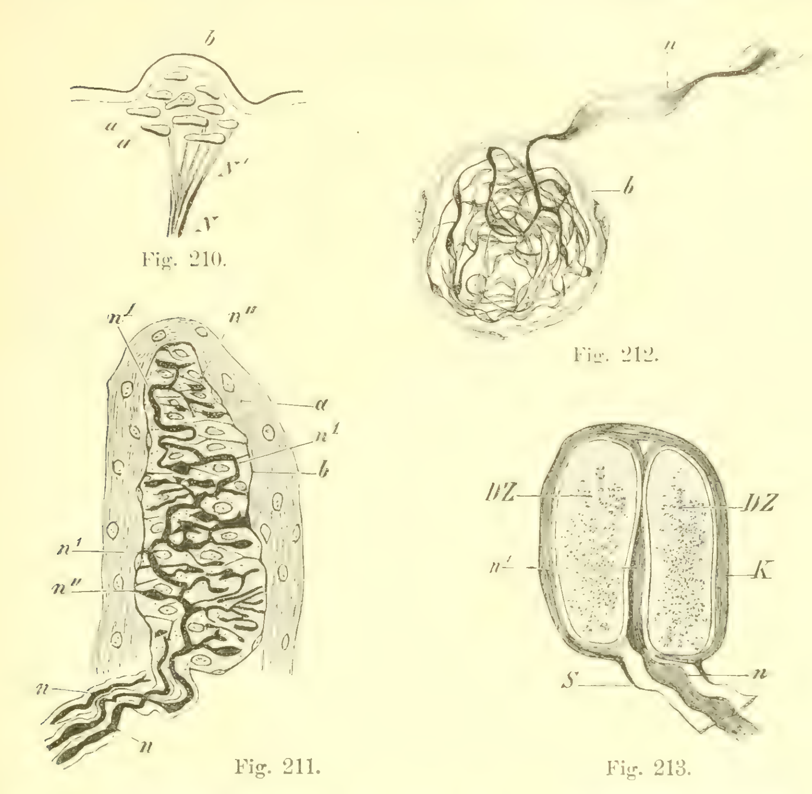


Fig. 210. Fig. 211. Fig. 212. Fig. 213.

Fig. 210. Ein Tastfleck aus der Haut des Frosches, mit Zugrundelegung einer Figur Merkel's. N Zutretender Nerv, der bei N^1 seine Markscheide verliert. a, a Neuro-Epithelien, b Epidermis.

Fig. 211. Hautpapille aus den Fingern der menschlichen Hand mit Meissner'schen Tastkörperchen. Nach M. Lawdowski. (Behandlung mit Goldchlorid, reducirt in Ameisensäure). a Faseriges Hüllgewebe mit Zellen, b Tastkörperchen mit seinen Zellen, n die eintretenden Nervenfasern, n^1 der weitere Verlauf der Nerven in ihren Windungen und Krümmungen, n'' Terminalzweige der Nervenfasern mit keulenförmigen Endigungen.

Fig. 212. Endkörperchen (Krause'sches Körperchen) aus dem Randtheile der Conjunctiva bulbi des Menschen. Nach A. S. Dogiel. n Markhaltige Nervenfaser, deren Achsencylinder in einen dichten Endknäuel übergeht. b Bindegewebige, kerneführende Aussenhülle.

Fig. 213. Querschnitt durch ein Grandry'sches Körperchen aus der Wachshaut des Entenschnabels. Nach J. Carrière. n der Nerv, welcher an die Kapsel K herantritt und seine Scheide S an letztere abgiebt. Der Nerv tritt zwischen den zwei Deckzellen DZ, DZ hindurch und verbreitert sich bei n^1 zur Tastplatte n^1. Die auffallende Verdünnung des Achsencylinders vor dem Eintritt in die Kapsel rührt wohl davon her, dass ein Theil der letzten Windung des geschlängelten Nerven durch den vorhergehenden Schnitt abgetrennt wurde.

ist das Organ beim Neugeborenen. Nur sehr selten mündet der Ductus nasopalatinus auf seiner Höhe mit einer einzigen, unpaaren Oeffnung aus; in der Regel finden sich zu beiden Seiten die schon erwähnten blind-

endenen Taschen. Die verhältnissmässig starken Nerven stehen mit Tastkörperchen, welche an diejenigen der Conjunctiva und der Genitalien erinnern, in Verbindung. Auch isolirte Tastzellen kommen in der Gaumenpapille vor, und zweifellos handelt es sich auch um knöpfchenförmige Endigungen im Epithel (vgl. die Literatur über das Geruchsorgan).

d) Kolbenkörperchen.

(Vater-Pacini'sche und Herbst'sche Körperchen.)

Bei Fischen und Amphibien kennt man keine Kolbenkörperchen, dagegen sind sie bei Lacertiliern, Scinken und Ophidiern nachgewiesen. Bei diesen Thieren, wo sie vorzugsweise im Bereich der Lippen und in der Umgebung der Zähne, jedoch auch am übrigen Körper sitzen (Lacerta), sind sie von langgestreckter, darm- oder wurstartiger Form und noch von sehr einfacher Structur. Im Innern jedes Kolbenkörperchens liegt die, an ihrem letzten Ende anschwellende Fortsetzung des Achsencylinders (Fig. 214 *A*). Auswärts davon liegt eine Doppelsäule von Zellen, wovon jede halbmondförmig derart um den Protoplasmamantel herumgebogen ist, dass sie mit ihrem Gegenstück in Berührung tritt. Dadurch entsteht eine hohle Zellensäule, welche den Achsencylinder-Fortsatz allseitig umschliesst. Neuere Untersuchungen haben es wahrscheinlich gemacht, dass sich der Achsencylinder im Innern jedes Kolbenkörperchens in feinste Aestchen verzweigt, die je zu einer Zelle in Beziehung stehen.

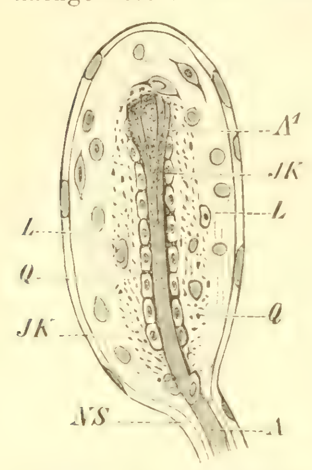


Fig. 214. Ein Herbst'sches Körperchen. *A* Achsencylinder, *A*[1] Büschel- oder knopfartiges Ende desselben, *NS* Nervenscheide mit Kernen, welche in das äussere, längsgeschichtete Lamellensystem *L* übergeht, *Q* innere, circuläre Schicht des Aussenkolbens, *IK* Innenkolben, aus den Zellsäulen gebildet.

Nach aussen von den Zellensäulen, die man als Innenkolben bezeichnet, unterscheidet man eine aus zahlreichen, kernführenden Lamellen bestehende Hülle von zwiebelartiger Schichtung (Aussenkolben). Sie zerfällt in eine äussere, aus längsgerichteten Blättern sich aufbauende, und in eine innere, circulär geschichtete Lage, ohne dass jedoch eine scharfe Abgrenzung zwischen beiden existiren würde.

Die Kolbenkörperchen finden sich nicht nur überall in der Haut, sondern auch in den verschiedensten Organen der grossen Körperhöhlen zahlreich verbreitet. Man hat sie z. B. im Mesenterium, Mesocolon, im Pankreas und in der Porta hepatis der Katze nachgewiesen, ferner in den Mesenterialdrüsen, der Glandula submaxillaris, in der Haut des Katzenschwanzes und im Ligt. interosseum des Unterschenkels verschiedener Thiere.

Keine Stelle der Vogelhaut entbehrt dieser Organe vollständig, besonders schön sind sie aber am Schnabel, an den Contourfedern, an der Brust, sowie an den Schwanz- und Schwungfedern entwickelt; doch finden sie sich auch in der Vogelzunge, in den Ge-

lenken und zwischen den Muskeln der Vögel, sowie in der Conjunctiva der verschiedensten Säuger und Vögel, in den Fascien und Sehnen, im Vas deferens, Corpus cavernosum penis et urethrae, im Periost, im Pericard und in der Pleura (Rauber) in der Glans penis et clitoridis, in der Flughaut der Fledermäuse etc. etc.

Die Grösse der Körperchen schwankt bei einem und demselben Individuum ausserordentlich, stets aber liegen dieselben, im Gegensatz zu den Tastzellen, Tastflecken und Tastkörperchen, in den tieferen Lagen der Lederhaut, dem Panniculus adiposus resp. dem interstitiellen Bindegewebe im Innern des Körpers; sie umgeben sich mit um so mehr Kapselhüllen, je weiter sie in die Tiefe rücken.

Bei allen Tastzellen, Tastkörperchen und Kolbenkörperchen handelt es sich um Organe des Tast- und Druckgefühls.

Auf eine endgiltige Eruirung der die Temperaturempfindungen vermittelnden Nervenendigungen muss man wohl verzichten, es ist jedoch die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass dabei sowohl die Tastzellen, als die in der Epidermis mit häufigen varicösen Anschwellungen besetzten, frei endigenden Nervenfasern in Betracht kommen mögen. Solche freien Nervenendigungen finden sich in der Haut aller Vertebraten von den Cyclostomen bis zu den Mammalia. Stets handelt es sich dabei um einen netzartigen, intercellularen Verlauf und nirgends ist ein directer Uebergang zwischen Epithelzelle und Nerv nachgewiesen.

Geruchsorgan.

Der Riechnerv besteht überall aus einem Complex von blassen Nervenfasern, welche mit dem Lobus, beziehungsweise Bulbus olfactorius des Gehirns in Verbindung stehen. In seinem Bereich wird nie ein Somit getroffen.

Was den schon beim Gehirn erwähnten **Lobus olfactorius** betrifft, so stellt er einen Appendix des secundären Vorderhirns dar, in welchen sich das Ventrikelsystem fortsetzt. Er bleibt zuweilen mit der Hemisphärenmasse in breitester Verbindung, oder aber er rückt mehr oder weniger weit davon ab und führt so zur Bildung des sogenannten **Tractus olfactorius**, der an seinem Ende eine kolbige Anschwellung trägt (**Bulbus olfactorius**), welche ebenfalls noch unter den Gesichtspunkt eines Hirntheiles fällt.

Aus dem Bulbus entspringt dann in diesem Falle erst der eigentliche Riechnerv mit einer grösseren oder geringeren Zahl von „**Filamenta olfactoria**".

Hinsichtlich der Form und Grösse des Lobus und Bulbus olfactorius, sowie auch in der Länge und Stärke des Tractus olfactorius existiren zahlreiche Variationen. Dieses gilt auch für die Faserzahl, beziehungsweise für die Gesammtzahl der Nerven selbst. Auch die Zahl seiner Wurzeln schwankt beträchtlich. Während z. B. die verschiedenen, anfangs wohl voneinander getrennten Nervenstränge der

Teleostier in der Regel sich bald enger aneinanderlegen, um zu einem Stamme zu verschmelzen, kommen sie bei manchen Amphibien, wie z. B. bei Pipa dorsigera,[1]) erst kurz vor ihrem Eintritt in die Riechkapsel zur Vereinigung, ein Verhalten, das wir bei Gymnophionen (Epicrium glutinosum) insofern noch weiter ausgebildet finden, als hier das schwächere, dorsale und das ungleich stärkere, ventrale Paar vollständig getrennt bleiben und durch besondere, weit von einander entfernte Oeffnungen das Ethmoid durchbohren (WIEDERSHEIM).

Bei allen Ampibien, ausser Menopoma (WIEDERSHEIM), ferner bei sämmtlichen Reptilien und Vögeln, endlich auch noch bei Monotremen, existirt keine Lamina cribrosa, sondern der Riechnerv tritt mit seinem ganzen Stamme, also ungetheilt, in die Nasenhöhle. Von den Marsupialiern an aufwärts findet sich dagegen stets eine Lamina cribrosa, und die aus dem Bulbus olfactorius entspringenden Fasern treten oft in mehreren Parallelreihen nebeneinander aus.

Nach W. HIS, KÖLLIKER, CHIARUGI u. a. entwickeln sich die Nervi olfactorii nicht aus dem Bulbus olfactorius, sondern gerade umgekehrt in dem Epithel der, später zu betrachtenden, primitiven Geruchsgrübchen, ähnlich wie die Zellen der Spinalganglien. Wie letztere, so wachsen auch die Nervi olfactorii von ihrer Ursprungsstätte centripetal aus und vereinigen sich erst secundär mit dem Lobus olfactorius des Gehirns[2]).

Die Elemente der embryonalen Nervi olfactorii bezeichnet HIS als bipolare Nervenzellen und die ganze Anlage als Olfactoriusganglion oder primäres Riechganglion. KÖLLIKER fügt hinzu: „Es müssen somit die Fasern der N. olfactorii zeitlebens als Gruppen von Nervenzellen („Zellenreihen") gleichwerthig angesehen werden; doch weichen dieselben von den Elementen der typischen Ganglien dadurch ab, dass jede Olfactoriusfaser viele Kerne besitzt und daher einem ganzen Complex von Nervenzellen entspricht.

In seiner einfachsten Form stellt das **Geruchsorgan** eine paarige, oberhalb der Mundspalte gelegene, grubige Einsenkung des Integumentes dar. Dieselbe ist vom Riechepithel ausgekleidet, welches durch in der Regel sehr starke Leitungsbahnen mit dem Gehirne in Verbindung steht.

Die einzelnen Riechzellen trifft man bei vielen Fischen, wie auch noch bei manchen Amphibien und Reptilien (Chelonier z. B.) in einer Art und Weise angeordnet, welche ganz an die Structur der Nervenhügel erinnert. Wenn man nun auch versucht sein könnte, in diesen, durch epitheliales Zwischengewebe voneinander getrennten „Geruchsknospen" ein primitives, auf die Stammesgeschichte

[1]) Auch bei Dipnoërn, so wenigstens bei Protopterus, zerfällt der Tractus olfactorius durch eine Spalte theilweise in einen dorsalen und ventralen Ast (BURCKHARDT). Wahrscheinlich stellt sich diese Doppelquelle des centralen Olfactoriusgebietes als etwas für alle Vertebraten Typisches heraus.

[2]) Eine Parallele hierfür bildet die Anlage des Nervus acusticus und glossopharyngeus, indem auch diese sich von den bipolaren Zellen der peripheren Ganglien (Ganglion cochleae, vestibuli und glossopharyngei) aus centripetal entwickeln, und Aehnliches gilt, wie ich später zeigen werde, auch für die erste Entwicklung der Opticusfasern. Diese Thatsachen sind sehr bemerkenswerth, da sie dem Gedanken Raum geben, auch die höheren Sinnesorgane phylogenetisch den oben erwähnten, im Bereich der Haut entstehenden segmentalen Ganglien anzureihen.

des Geruchsorganes hinweisendes Verhalten zu erblicken, so ist dabei doch wohl im Auge zu behalten, dass sich jene Anordnung der Neuroepithelien ontogenetisch erst ganz spät bemerklich macht, ja dass sie hie und da erst bei vollkommen erwachsenen Thieren in die Erscheinung tritt. Aus diesem Grund kann man hierbei von keinem alten Erbstück von primitiven Knospenformen her sprechen, sondern muss die Aehnlichkeit durch convergente Anpassung erklären. Hier wie dort ist ja das umgebende Medium das Wasser, und so kann es nicht befremden, wenn beiderseits ähnliche Einrichtungen angestrebt werden.

Ich kann nicht umhin, bei dieser Gelegenheit auf gewisse Funde J. W. van Wijhe's aufmerksam zu machen. Derselbe hat an Rochenembryonen auf das Ueberzeugendste nachgewiesen, dass das Riechorgan sowohl wie der Riechnerv aus der Wand des vorderen Neuroporus entstehen. Es handelt sich dabei also um jene Stelle, wo der zum Gehirn sich entfaltende, vordere Abschnitt des Neuralrohres am längsten offen und mit der freien Ektodermfläche in directer Verbindung steht. Aus diesem Grunde, d. h. insofern hier ab origine schon eine Durchtrittsstelle für den Wasserstrom gegeben war, hält es van Wijhe für unzulässig, dort, wie dies von gewisser Seite (Dohrn, Milnes Marshall, Beard) geschehen ist, die frühere Existenz einer Kiemenspalte anzunehmen.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich auch noch einmal auf das bei der Einleitung zum Gehirn erwähnte, von Kupffer aufgefundene, unpaare Riechorgan der Störembryonen aufmerksam machen.

Aus dem Mitgetheilten erhellt, dass das Geruchsorgan unter den für ein Sinnesorgan denkbar günstigsten Bedingungen entsteht, allein von einem klaren Einblick in seine Urgeschichte sind wir noch weit entfernt. Immerhin aber ist der Gedanke erlaubt, welchem ich schon in der I. Auflage meines Lehrbuches der vergl. Anatomie Ausdruck verliehen habe, dass nämlich primitive Hautsinnesorgane die Grundlage für die Entstehung eines Riechorganes gebildet haben können.

Was nun die histologische Structur der Riechschleimhaut anbelangt, so hat man dabei, wie oben schon angedeutet wurde, eigentliche, mit Nervenfäden in Verbindung stehende Sinnes- oder Riechzellen und zweitens Isolations- oder Stützzellen zu unterscheiden. Beide Zellarten sind nur verschiedene Differenzirungsproducte eines und desselben ektodermalen Mutterbodens. Von den Amphibien[1]) an, wo die Luftathmung beginnt, treten auch noch drüsige Elemente zur Feuchthaltung des Nasenraumes hinzu.

Das Geruchsorgan der Fische zeigt eine höchst einfache, blindsackartige Form, allein schon von den Dipnoërn an kommt es zu einer Durchbrechung der Riechhöhle gegen die Mundhöhle zu. In Folge dessen kann man hier **vordere (Nares)** und **hintere Nasenlöcher (Choanen)** unterscheiden, und indem so ein Weg geschaffen ist, durch welchen das umgebende Medium frei hindurchströmen kann (bei Dipnoërn findet sich eine interessante Modification, s. später) tritt das Geruchsorgan bei luftathmenden Vertebraten, wo man von einer Pars

[1]) Vielleicht handelt es sich auch schon bei Cyclostomen um drüsige Organe in der Nasenhöhle (vergl. das Geruchsorgan der Cyclostomen).

respiratoria und olfactoria reden kann, in wichtige Beziehungen zum Respirationsapparat[1]).

Ueber die Art der Entstehung der Choanen sind weitere Nachrichten abzuwarten, und zwar umsomehr, als HOCHSTETTER in letzter Zeit speciell bei Säugethierembryonen (Katze, Kaninchen) dargethan hat, dass der Entwicklungsmodus ein den bisher gangbaren Anschauungen über die primitive Beziehung der Nasenhöhle zur Mundhöhle zuwiderlaufender ist. Bei den genannten Thieren kommt es nämlich weder zur Bildung einer, vom medialen und lateralen Stirnfortsatz sowie vom Oberkieferfortsatz begrenzten Nasenfurche, noch auch zum Abschluss der Nasenhöhle gegen die Mundhöhle durch Verwachsung der Ränder dieser Furche, noch auch bleibt ein Theil dieser Furche als sogenannter innerer Nasengang (primitive Gaumenspalte oder primitive Choane) erhalten.

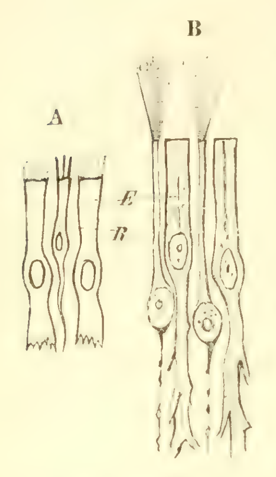


Fig. 215. Epithel der Riechschleimhaut, **A** von Petromyzon Planeri, **B** von Salamandra atra. *R* Riechzellen, *E* Epithelzellen.

Der Bildungsvorgang ist vielmehr ein derartiger, wie er für niedere Vertebraten (Amphibien) typisch ist, d. h. die zuerst durch die äusseren Nasenlöcher ausmündende, nach hinten aber blind geschlossene Nasenhöhle tritt erst später mit der Mundhöhle in Communication. Dies geschieht so, dass nach erfolgter Verschmelzung beider Stirnfortsätze bis über die Region der Jakobson'schen Organe hinaus dieselbe dadurch in ihren vordersten Abschnitten eine vollkommene zu werden beginnt, dass die das Mundhöhlenepithel mit dem Nasenhöhlenepithel verbindende Epithellamelle durch vorwachsende Mesodermmassen durchbrochen und schliesslich völlig vernichtet wird.

a) Fische.

Bei **Amphioxus** ist, wie schon bemerkt, die dem Vorderende des centralen Nervensystems dorsalwärts aufsitzende Wimpergrube als Geruchsorgan zu deuten (vergl. das Gehirn).

Bei **Petromyzonten** und **Myxinoiden** stellt das Riechorgan einen dicht vor dem Schädelcavum gelagerten, äusserlich unpaaren Sack dar, welcher durch eine mehr oder weniger lange, kaminartige Röhre auf der Dorsalfläche des Vorderkopfes ausmündet (vergl. Fig. 31)[2]).

[1]) Die Pars olfactoria ist aus der in fötaler Zeit eingesunkenen Riechplatte entstanden zu denken.

[2]) Ob der in die Mundhöhle sich öffnende Nasengaumengang der Myxinoiden mit der Choanenbildung der höheren Vertebraten direct vergleichbar ist, scheint bis jetzt noch nicht sicher ausgemacht. Bei Ammocoetes und Petromyzon ist der Ductus naso-palatinus nach hinten blind geschlossen. Während bei Ammocoetes die Nasenkapsel durch eine mediane Schleimhautfalte fast vollständig in zwei Seitenhälften getheilt ist, springen bei Petromyzon zahlreichere radiär gestellte Schleimhautfalten ins Innere vor, so dass auf dem Querschnitt eine Rosette entsteht. Im hinteren, unteren Abschnitt der knorpeligen Riechkapsel liegt unterhalb der Lobi olfactorii bei Petromyzon ein drüsiges Organ, das in gewissem Sinne an ein JAKOBSON'sches Organ erinnert. Es steht übrigens nicht in Communication mit der Mundhöhle, und was seine Entwicklung betrifft, so bildet es sich als ein Diverticulum am Boden der primitiven

Wie Fig. 216 zeigt, entsteht das Riechorgan bei Ammocoetes in nächster Nachbarschaft mit der Hypophyse, und zugleich liegt es ursprünglich rein ventral. Erst allmählich, d. h., wenn die Oberlippe mächtig auswächst und das Vorder- und Mittelhirn sich um eine transverselle Axe aufwärts drehen, erfährt es eine Lageveränderung, sinkt mehr in die Tiefe, entwickelt eine mediane Falte und nimmt so, nachdem die allererste Entstehung der Riechplatte eine entschieden unpaare war, nach und nach einen paarigen Charakter an. Die Aussprossung der Lobi olfactorii erfolgt verhältnissmässig spät, und zuletzt erst wächst der Nasengang länger nach hinten aus und kommt unter die Hypophyse zu liegen.

Bei **Selachiern** nimmt das Geruchsorgan eine den ausgebildeten Cyclostomen gegenüber geradezu entgegengesetzte (primitive) Lage ein, nämlich an der Unterfläche der Schnauze. Es ist von hier an durch die ganze Wirbelthierreihe hindurch paarig und erhält von Seiten des Kopfskeletes eine mehr oder weniger vollständige, knorpelige oder knöcherne Umhüllung.

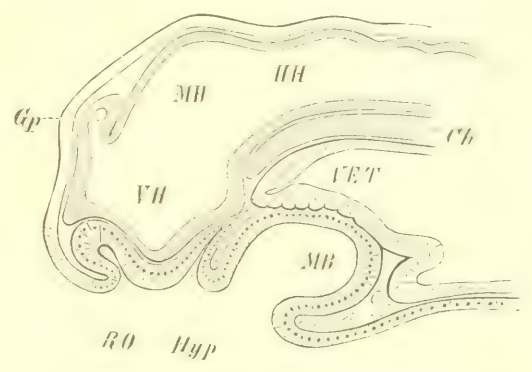


Fig. 216. Medianschnitt durch den Kopf einer ausgeschlüpften Larve von Petromyzon (Ammocoetes), zum grössten Theil nach Kupffer, *RO* Riechorgan, *MB* Mundbucht, *VET* vordere Entodermtasche, *Ch* Chorda dorsalis.

Von den **Ganoiden** an treffen wir es stets in denselben Lagebeziehungen zum Schädel, nämlich zwischen Auge und Schnauze, entweder seitlich oder mehr dorsal gelagert. Im Lauf ihrer Entwicklung zerfällt jede äussere Nasenöffnung der Ganoiden durch einen auswachsenden Hautlappen in zwei Abtheilungen, eine vordere und eine hintere. Die vordere liegt — und Aehnliches gilt auch für **Teleostier** — häufig auf der Spitze einer tentakelartigen, von Flimmerzellen ausgekleideten Röhre, und der Abstand zwischen ihr und der hinteren Oeffnung ist ein ausserordentlich wechselnder, je nach der schmäleren oder breiteren Anlage des soeben erwähnten Hautlappens (Fig. 217, 218).

Die Schleimhaut des Riechsackes der Fische erhebt sich stets zu einem mehr oder weniger complicirten System von Falten, die entweder eine quere, radiäre, rosettenartige oder longitudinale (im Sinne der Schädelaxe) Anordnung besitzen können. Auf ihnen findet die Ausbreitung des Olfactorius statt.

Eine besonders hohe, ja vielleicht die höchste Entwicklung in der ganzen Reihe der Fische erreicht das Geruchsorgan von Polypterus

Riechgrube, schnürt sich aber bald von dieser ab, ob aber vollständig, oder ob eine Verbindung mit dem Ductus naso-palatinus besteht, ist nicht sicher bekannt. In seiner hinteren Parthie zerfällt es durch eine Art von Septum in zwei Blindsäcke, nach vorne bleibt es unpaar. Beim erwachsenen Thier gewinnt es sehr an Umfang, wird complicirter und nimmt immer mehr eine drüsige Structur an. Die einzelnen Follikel sind von niederem Cylinderepithel ausgekleidet; ein Ausführungsgang ist nicht bekannt.

bichir. Hier handelt es sich um eine Art Vorhöhle, von der aus man erst in die eigentliche Riechhöhle gelangt. Letztere stellt keine einfache, sackförmige Einsenkung dar, sondern besteht aus sechs, durch complicirte Septa von einander getrennten und um eine central liegende Spindel ra-

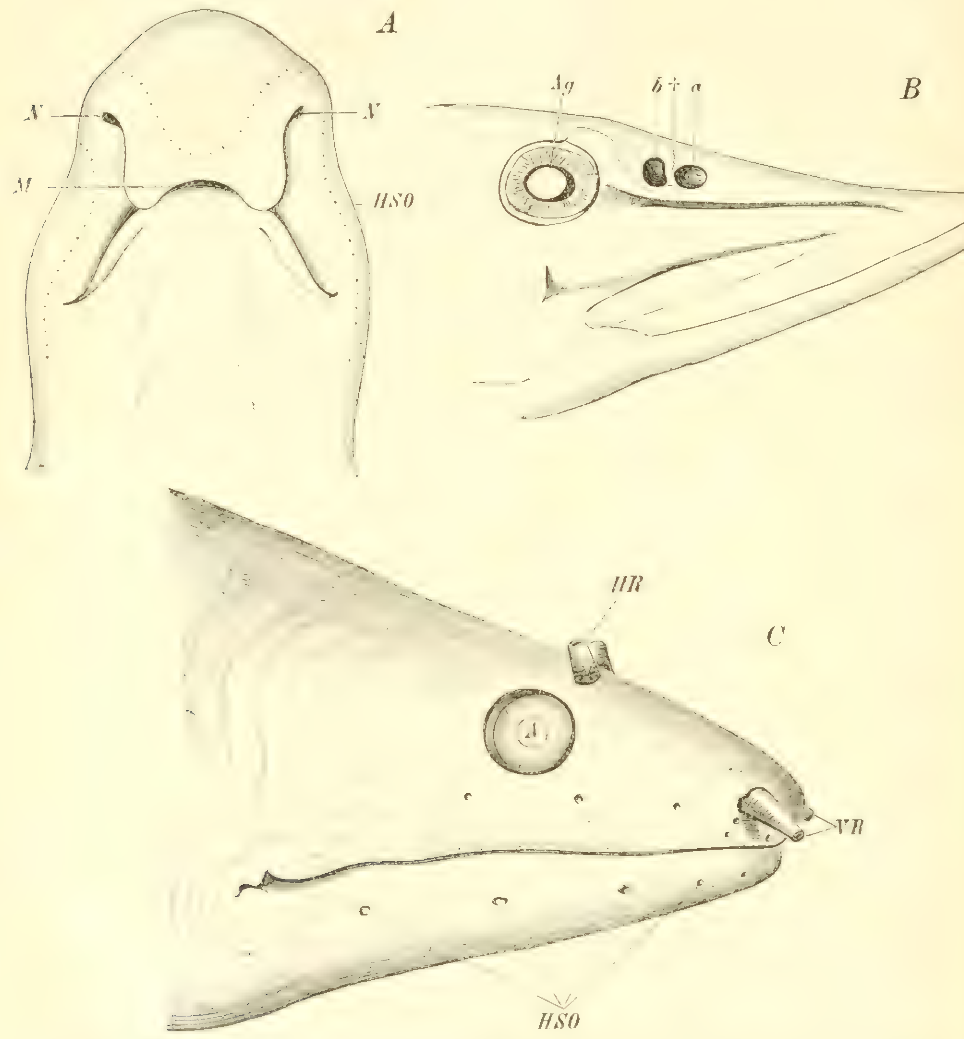


Fig. 217. A Ventrale Ansicht des Kopfes von Scyllium canicula. *N*, *N* Aeussere Nasenöffnung, *M* Mundeingang, *HSO* Hautsinnesorgane. B Seitliche Ansicht eines Hechtkopfes. *a* und *b* Vordere und hintere Oeffnung der Geruchsgrube, † Hautfalte, welche *a* und *b* trennt, *Ag* Auge. C Seitliche Ansicht des Kopfes von Muraena Helena. *VR*, *HR* Vordere und hintere Riechröhre, *A* Auge, *HSO* Hautsinnesorgane.

dienartig gruppirten Fächern. Der Querschnitt erscheint dementsprechend wie der einer Pomeranze. Medianwärts liegt noch ein kurzer wurstförmiger, vielleicht als erster Vorläufer des Jakobson'schen Organes zu betrachtender Appendix, welcher einen besonderen Zweig des wahrhaft monströsen N. olfactorius erhält (Wiedersheim).

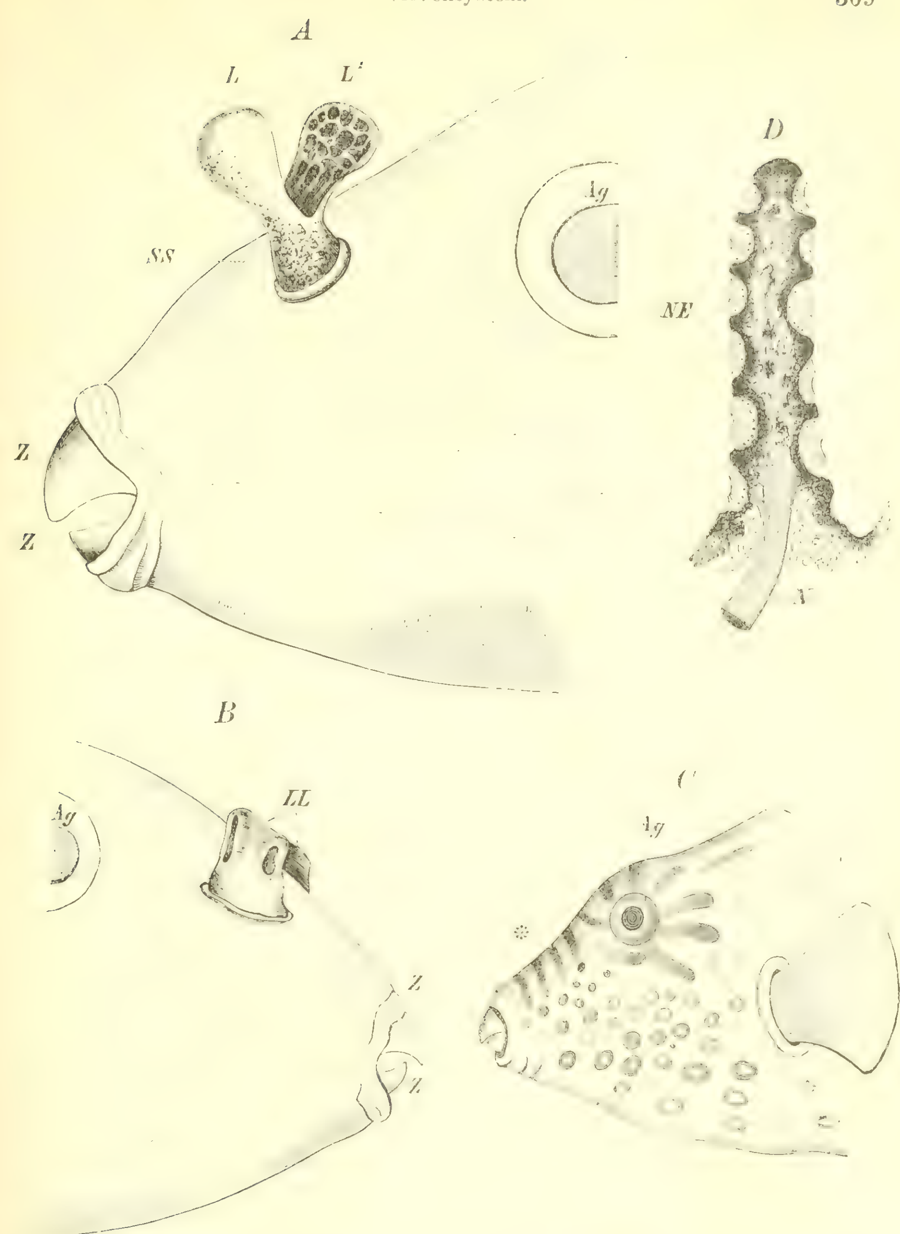


Fig. 218. **A** Kopf von Tetrodon nigropunctatus, **B** Kopf von Tetrodon pardalis, **C** Kopf von Tetrodon papua, **D** Längsschnitt durch den Nasenlappen von Tetrodon immaculatus. *Z,Z* Zähne, *SS* Sockelstück des Nasenlappens L, L^1, *LL* Nasenlappen, *Ag* Auge, * Riechfleck von Tetrodon papua, *N* Nerv, *NE* Nervenhügel.

Während so bei diesen Knochenganoiden das Geruchsorgan eine verhältnissmässig hohe Entwicklungsstufe erreicht, handelt es sich bei gewissen Teleostiern um Rückbildungsprocesse, welche einen völligen Schwund desselben anbahnen.

Ich habe dabei einige Vertreter der Familie der Plectognathi Gymnodontes im Auge, und zwar speciell gewisse Tetrodon-Arten. Diese besitzen an Stelle der Nasenöffnung lappenartige Bildungen, in welchen der Riechnerv ausstrahlt. Jene können durchbohrt sein (Fig. 218 B) oder es handelt sich um ein solides Sockelstück, das in zwei breite Zipfel auseinanderklappt (Fig. 218 A), auf deren Binnenfläche die Neuro-Epithelien sitzen. Wieder in anderen Fällen ist von einem Hautlappen keine Spur mehr nachzuweisen, und der Nerv endigt in einer kleinen pigmentirten Hautstelle (Fig. 218 C). Damit scheint das äusserste Maass der Rückbildung erreicht, und der Nerv ist zugleich auf ein haarfeines Fädchen reducirt. In allen diesen Fällen unterscheiden sich die Riechepithelien wie ein Blick auf die Fig. 218 D beweist, bezüglich ihrer Gruppirung in keiner Weise von den Neuro-Epithelien, wie wir sie bei Hautsinnesorganen kennen gelernt haben. Aus allem erhellt also, dass den Tetrodonten im Lauf ihrer Stammesentwicklung eine eigentliche Riechhöhle verloren gegangen ist, und zwar auf Grund der excessiven Entwicklung ihrer Kiefermuskulatur. Letztere gewann in Anpassung an die aus hartschaligen Mollusken und Korallen bestehende Nahrung immer ausgedehntere Ursprungspunkte am Schädel, rückte immer weiter nach vorne und zugleich dorsalwärts am Schädel empor und kam so endlich an Stelle der früheren Riechbucht zu liegen (Wiedersheim).

b) Dipnoër.

Bei Dipnoërn begegnet uns zum erstenmal ein vom eigentlichen Schädel wohl differenzirtes Nasenskelet. Es besteht bei Protopterus aus einem dicht unter der äusseren Haut liegenden, hyalinknorpeligen Gitterwerk, dessen Seitenparthieen medianwärts durch ein starkes, durchaus solides Septum vereinigt werden. Der Boden der Nasensäcke wird zum grössten Theile vom Pterygopalatinum, sowie von Bindegewebe, und nur zum allerkleinsten Theile aus Knorpelgewebe gebildet. In dorso-ventraler Richtung ist der Binnenraum des Cavum nasale sehr beschränkt, lateralwärts aber (vergl. die Maxillarhöhle der Amphibien) ist er ziemlich ausgedehnt. Im Binnenraum findet sich keine Spur von Muscheln oder von einer Nasendrüse (vergl. das Kopfskelet); wohl aber ist ein complicirtes Faltensystem der Riechschleimhaut vorhanden. Es handelt sich um eine Anzahl von Querfalten, welche durch Längsfalten verbunden werden. In seinem allgemeinen Verhalten erinnert das Riechorgan der Dipnoër am meisten an dasjenige der Selachier.

Jede Nasenhöhle öffnet sich nach rückwärts, gleich hinter der Oberlippe, durch eine doppelte Oeffnung. Die eine liegt unmittelbar am Lippenrand, die andere weiter nach hinten. Erstere entspricht der Apertura nasalis externa der übrigen Vertebraten. Das Geruchsorgan communicirt also bei Dipnoërn, so wenigstens bei Protopterus, gar nicht mit der Aussenwelt, sondern nur mit der Mundhöhle. Es vermag also ähnlich, wie ein Jakobson'sches Organ, nur Stoffe vom Cavum oris aus zu beriechen (W. N. Parker).

Die für die Integrität der Riechschleimhaut durchaus nothwendige Befeuchtung wird bei dem schlafenden (luftathmenden) Protopterus dadurch erzielt, dass sich von der Mundhöhle aus zahlreiche Becher-

zellen weit in das vordere und hintere Nasenloch hinaufziehen. Auf Grund dieses Verhaltens vermag man auch einzusehen, wie die vorderen (äusseren) Nasenlöcher in Anpassung an den Sommerschlaf nach und nach ihre eigenthümlichen Lagebeziehungen zur Mundhöhle gewonnen haben, d. h. wie sie ventralwärts (mundwärts) gerückt sind. Jene Lage hat aber offenbar auch noch die Bedeutung, dass das Riechorgan dadurch nicht mit der zwischen Körperoberfläche und Schale befindlichen Luft, sondern direct mit der äusseren Luft in Berührung kommt. Dies wird dadurch bewerkstelligt, dass da, wo die Schalenhaut über der Schnauzengegend deckelartig abschliesst, eine kleine Oeffnung existirt. Von dieser geht eine trichterartige Röhre ab, welche mit ihrem freien Ende zwischen die Lippen des Thieres zu liegen kommt, und welche so einen gesicherten Weg für die Inspirations- und Exspirationsluft abgiebt (W. N. Parker).

c) Amphibien.

In engem Anschluss an das Geruchsorgan der Dipnoër steht dasjenige der Ichthyoden. Es liegt seitlich am Vorderkopf in Form einer nahezu soliden (Siren lacertina) oder netzartig durchbrochenen Knorpelröhre (Menobranchus und Proteus) gleich unter der äusseren Haut, ohne irgend welchen Schutz von Seiten des knöchernen Kopfskeletes zu erfahren (vergleiche die Arbeit von Harris H. Wilder).

Der Boden des Nasensackes ist grösstentheils fibrös. Im Innern erhebt sich die Riechschleimhaut, ganz ähnlich wie bei Cyclostomen und Polypterus, in zahlreichen, radiär stehenden Falten, ein Verhalten, das uns hier zum letztenmal unter den Wirbelthieren begegnet.

Von jetzt an wird eine Vergrösserung der Riechfläche, durch Vorsprünge der skeletogenen Schicht, durch sogenannte **Muschelbildungen**, angestrebt.

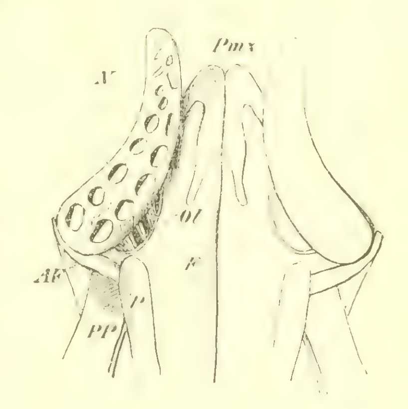


Fig. 219. Riechorgan von Menobranchus lat., von der Dorsalseite. *N* Riechsack, *Ol* Olfactorius, *Pmz* Praemaxillare, *F* Frontale, *P* Fortsatz des Parietale, *PP* Pterygopalatinum, *AF* Antorbitalfortsatz.

Bei gewissen Salamandrinen (Spelerpes) nur in ihren ersten schwachen Spuren angedeutet, erreichen diese Bildungen bei Anuren und namentlich bei Gymnophionen eine ausserordentlich starke Ausbildung, so dass hier das Cavum nasale in ein complicirtes System von Höhlen und Spalträumen umgewandelt wird. Stets aber — und dies gilt auch schon für alle Derotremen und Salamandrinen — kann man eine Haupthöhle und eine Nebenhöhle unterscheiden; letztere könnte auch, weil im Os maxillare gelegen, als Kieferhöhle bezeichnet werden. Sie schnürt sich bei gewissen Gymnophionen von der Haupthöhle sogar ganz ab und erhält einen besonderen Zweig des Olfactorius, so dass man hier also jederseits zwei getrennte Nasenhöhlen mit je zwei Riechnerven (vergl. die Gehirnnerven)

zu unterscheiden hat. Ich komme später beim JAKOBSON'schen Organ darauf zurück.

Ein weiterer, neuer Erwerb sind die unter der Riechschleimhaut gelegenen diffusen und auch zu grösseren, einheitlichen Organen vereinigten **Drüsen**. Sie münden entweder direct in die Nasenhöhle und bewirken hier mit ihrem Secret eine für die Sinnesepithelien unentbehrliche, bei Fischen und Dipnoërn noch vom äusseren Medium, resp., wie oben erwähnt, von den Becherzellen der Mundschleimhaut (sommerschlafender Protopterus) geleistete Anfeuchtung der Mucosa, oder sie entleeren ihr Secret in den Rachen, beziehungsweise in die Choanen. Letztere liegen stets ziemlich weit vorne am Gaumen und werden dort grösstentheils vom Vomer und wohl auch vom Palatinum umrahmt. Ueber die grossen Drüsen-Organe bei Amphiuma vergl. HARRIS H. WILDER. Dieselben sind namentlich von Interesse im Vergleich mit den Gymnophionen.

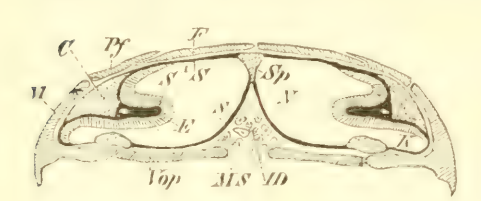


Fig. 220. Querschnitt durch die Riechhöhlen von Plethodon glutinosus. *S*, *S* Riechschleimhaut, *N* Haupthöhle der Nase, *K* Kieferhöhle, *C* hyalinknorpeliger, *S*¹ fibröser Theil der Concha nasalis, welche das Riechepithel *E* weit in die Nasenhöhle vorstülpt, *ID* Intermaxillardrüse durch die Mundschleimhaut (*MS*) vom Cavum oris abgeschlossen, *F* Frontale, *Pf* Praefrontale, *M* Maxilla, *Vop* Vomero-palatinum, *Sp* Septum nasale.

Bei Proteus existiren in der Schnauzenspitze, wie LEYDIG zuerst nachgewiesen hat, lange z. Th. gewundene Drüsenschläuche. Dieselben haben aber mit der Intermaxillardrüse nichts zu schaffen, sondern sie münden alle an derjenigen Stelle, wo der von einem niedrigen Plattenepithel ausgekleidete Vorraum der Nase an die äussere Haut angrenzt. Von hier aus laufen sie mehr oder weniger weit, entlang der Krümmung des Nasensackes, theils medial, theils lateral von demselben, nach rückwärts. Je einer dieser Schläuche zeichnet sich durch besondere Länge und Stärke aus, nimmt seine Richtung gegen das Auge hin und endigt (hie und da gabelig gespalten) unmittelbar vor demselben blind. Es scheint sich hierbei um die erste Anlage eines Thränencanales zu handeln, obgleich eine Ausmündung in einen Conjunctivalsack, der besonderen Organisationsverhältnisse des Auges wegen, nicht statt haben kann (A. OPPEL).

Endlich wäre noch des Thränennasenganges zu gedenken, welcher, vom vorderen Winkel der Orbita ausgehend, die laterale Nasenwand durchsetzt und also von der Oberkieferseite her in das Cavum nasale ausmündet. Er leitet die Thränenflüssigkeit aus dem Conjunctivalsack des Auges in die Nasenhöhle und entsteht bei allen Vertebraten, von den Salamandrinen an, als eine von der Epidermis sich abschnürende und in die Cutis einwachsende Epithelleiste, welche sich erst secundär höhlt[1]).

[1]) F. und P. SARASIN haben auch bei Coecilien (Epicrium glut.) den Thränennasencanal nachgewiesen. Er geht vom lateralen Ende der von mir zuerst beschriebenen „Nebennase" (d. h. des JAKOBSON'schen Organs) ab, spaltet sich alsbald in zwei Aeste, und diese durchbohren die Maxille, ziehen nach aussen und münden an der Oberlippe am vordern Ende der Tentakelgrube aus. Ob durch jene Canäle Luft eingesogen

Hinsichtlich dieser seiner Entstehung von der äusseren Haut her liegt der Gedanke nicht allzuferne, dass der Thränennasengang sich ursprünglich aus „Schleimcanälen" (vgl. die Fische) entwickelt hat. Darauf weist auch noch sein Verhalten bei Anurenlarven hin, wo er erst ganz allmählich in den Bereich des freien Lidrandes gezogen wird (Born). Nach P. und F. Sarasin könnte auch an die „Brille" der Ganocephalen und Stegocephalen gedacht werden.

d) Reptilien.

Das bei Fischen **seitlich**, bei den Amphibien dagegen gerade **vor** dem Gehirn liegende Geruchsorgan wird von den Reptilien an aufwärts mehr und mehr vom Gehirn überwachsen und schiebt sich dadurch unter gleichzeitiger Herausbildung eines secundären Gaumens und unter Vorwachsen des Gesichtsschädels scheinbar unter die Hirnkapsel hinunter.

Das complicirteste Riechorgan unter allen Reptilien besitzen die Crocodilier; einfacher gebaut ist dasjenige mancher Chelonier, der Saurier, Scinke und Ophidier. Die drei letzteren können, da sie hierin keine principiellen Abweichungen erkennen lassen, zusammen betrachtet werden und sollen ihrer einfachen Verhältnisse wegen zuerst zur Sprache kommen.

Die Nasenhöhle zerfällt bei Scinken und Sauriern in zwei Abtheilungen, eine äussere und eine innere. Erstere, welche aus dem Zugang zur Nasenhöhle der Amphibien herausentwickelt gedacht werden muss, kann man als Vorhöhle, die innere dagegen als eigentliche Nasenhöhle oder als Riechhöhle bezeichnen (Fig. 221 *AN*, *IN*) (Leydig); nur letztere ist mit Sinneszellen ausgestattet, erstere dagegen mit gewöhnlichem, epidermoidalem Plattenepithel belegt und gänzlich drüsenlos.

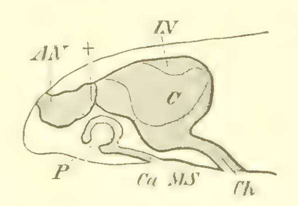


Fig. 221. Schematische Darstellung des Geruchsorganes einer Eidechse, Sagittalschnitt. *AN*, *IN* Aeussere und innere Nasenhöhle, † röhrenartige Verbindung zwischen beiden, *Ch* Choane, *P* Papille des Jakobson'schen Organes, *Ca* dessen Communication mit der Mundhöhle, *MS* Mundschleimhaut, *C* Muschel.

Von der Aussenwand der innern Nasenhöhle springt eine grosse, medianwärts leicht umgerollte Muschel weit ins Lumen herein, und diese ist auch bei Ophidiern, welchen eine eigentliche Vorhöhle abgeht, gut entwickelt und als von den Amphibien her vererbt zu betrachten (Fig. 221 bei *C*). Im Innern der Muschel liegt eine grosse Drüse, welche auf der Grenze von Höhle und Vorhöhle ausmündet. Sie stellt eine stark entwickelte Glandula nasalis superior der Urodelen dar. Unter der Muschel mündet der Thränennasengang; doch kann dieser auch am Dache der Rachenhöhle (Ascalaboten) oder in die Choane ausmünden (Ophidier).

wird, welche dann in der Nebennase geprüft wird, d. h. also, ob es sich um einen „Schnüffelapparat" handelt, muss dahingestellt bleiben. Ich selbst habe diese Canäle schon in meiner Monographie über die Gymnophionen ausführlich beschrieben, dieselben aber irrthümlicherweise mit der „Tentakeldrüse" in Verbindung gebracht.

Bei den Schildkröten begegnet man einem ebenso complicirten als wechselnden Verhalten der Nasenkapsel. So zerfällt sie z. B. bei den Seeschildkröten jederseits in zwei übereinander liegende Gänge, die aber des durchbrochenen Septums wegen unter sich in Verbindung stehen. Im Gegensatz zu dem verhältnissmässig drüsenarmen Riechorgan der Saurier und Ophidier ist dasjenige der Chelonier durch einen ungewöhnlichen Drüsenreichthum ausgezeichnet.

Bei den Crocodiliern tritt die oben erwähnte Verschiebung der Riechhöhle nach abwärts und rückwärts am schärfsten hervor, und zugleich zerfällt dieselbe in ihrem hinteren Bezirk ebenfalls in zwei über einander liegende Räume, wovon der obere die eigentliche, von Sinnesepithelien ausgekleidete Riechhöhle, der untere dagegen nur eine Pars respiratoria darstellt. Mit der Nasenhöhle stehen gewisse Nebenräume in Verbindung, welche aber nur die Bedeutung von Lufträumen haben. Eine grosse, in der Höhle des Oberkiefers liegende Drüse mündet, ähnlich wie bei Sauriern und Ophidiern, in die Nasenhöhle.

Wie bei den übrigen Reptilien, so findet sich auch bei den Crocodiliern nur eine einzige ächte Muschel, lateralwärts davon liegt aber noch eine zweite Prominenz, die man als Pseudoconcha bezeichnet [vergl. das Geruchsorgan der Vögel (GEGENBAUR)].

e) Vögel.

Wie den Sauriern, so kommt auch allen Vögeln eine tiefer liegende, von Pflasterepithel ausgekleidete Vorhöhle und eine eigentliche, höher gelagerte Riechhöhle zu. Auch die Vögel besitzen nur eine einzige, ächte Muschel, insofern man darunter eine freie, selbständige, durch Skeletmasse gestützte Einragung ins Cavum nasale versteht. Im Gegensatz dazu stellen die zwei übrigen Prominenzen, wovon die eine mit der ächten Concha in der eigentlichen Riechhöhle, die andere aber in der Vorhöhle liegt, gerade so wie die Pseudoconcha der Crocodilier, eine Vorbauchung der ganzen Nasenwand dar (GEGENBAUR).

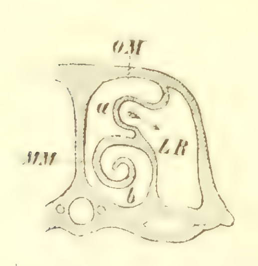


Fig. 222. Querschnitt durch die rechte Nasenhöhle des kleinen Würgers. *OM*, *MM* Pseudoconcha und wahre Muschel, *a* oberer-, *b* unterer Nasengang, *LR* Luftraum, der sich in die Pseudoconcha fortsetzt und diese vorbaucht.

Die wirkliche Muschel, welche meist aus Knorpel, seltener aus Knochen besteht, unterliegt bezüglich ihrer Form zahlreichen Schwankungen. Entweder stellt sie nur einen mässigen Vorsprung dar, oder rollt sie sich mehr oder weniger (bis zu drei Umgängen) auf. Unten und vorne von ihr mündet der Thränennasengang aus. Ueber die Möglichkeit ihrer Parallelisirung mit der Muschel der Urodelen und Reptilien kann kein Zweifel existiren.

Die sogen. äussere Nasendrüse der Vögel liegt nicht im Bereich des Oberkiefers, sondern auf den Stirn- oder Nasenbeinen, längs des oberen Randes der Orbita. Sie wird vom I. und II. Trigeminus versorgt und entspricht der seitlichen Nasendrüse der Saurier.

f) Säuger.

Durch viel bedeutendere Entfaltung des Gesichtsschädels gewinnt bei Säugern das Cavum nasale an Tiefe und Höhe, und dadurch ist der Ausbreitung des sogen. Siebbeinlabyrinths, einer neuen Errungenschaft den niederen Vertebraten gegenüber, ein viel freierer Spielraum gegeben. Das Siebbein erzeugt eine Menge zelliger, wabiger, von Schleimhaut ausgekleideter Räume („Labyrinth"), so dass gegen das Cavum nasale herein die mannigfachsten, knorpelig-knöchernen Ausbuchtungen und Vorsprünge entstehen.

Die daraus resultirenden **„Riechwülste"** [1]) finden sich in sehr wechselnder Zahl, einreihig (Ornithorhynchus, Cetaceen, Pinnipedier, Primaten) oder in mehreren Reihen (die übrigen Mammalia). Im letzteren Fall wird es sich, bei gleichzeitiger stattlicher Entwicklung des Lobus olfactorius, um ein gesteigertes Geruchsvermögen handeln, während man im ersteren mit einer Verringerung der Zahl der Riechwülste, d. h. mit Rückbildungsprocessen, zu rechnen hat.

Der Grund davon liegt in Anpassungserscheinungen, wofür die Walthiere[2]), bei denen das Riechorgan rückgebildet ist, die schlagendsten Beispiele liefern. Die Reduction der Riechwülste ist hier offenbar an die Anpassung an das Wasserleben zurückzuführen, denn das Geruchsorgan konnte aus den im Wasser suspendirten Geruchsstoffen (Witterung der Beute) offenbar keinen Nutzen ziehen.

Bei den Primaten, wie z. B. beim Menschen, ist die Atrophie Folge einer ganz anderen Ursache; sie beruht darauf, dass das Geruchsvermögen in diesem Fall für die Existenz der Art nur eine untergeordnete Rolle spielt. Was hier ausfällt, wird durch die Intelligenz corrigirt. Der Geruchsapparat hat, wie BROCA richtig bemerkt, hier nur noch den Werth eines bescheidenen Vasallen des Gehirns und erreicht nicht mehr den Werth der anderen höheren Sinnesorgane. — Die Bedingungen, welche die Wichtigkeit des Riechorgans in der Wirbelthierreihe vermindern, sind sehr verschiedene.

W. TURNER theilt die Säugethiere nach der verschiedenen Entwicklung ihres Geruchsapparates, mit specieller Berücksichtigung seines cerebralen Abschnittes:

1) in Makrosmatische = Edentata, Ungulata, Carnivora, Rodentia, Marsupialia, Glires, Lemuren und überhaupt die grössere Zahl der Säugethiere;
2) in Mikrosmatische = Pinnipedia, Bartenwale, Affen, Mensch, Monotremen (SYMINGTON);
3) in Anosmatische = Delphin und die Zahnwale überhaupt, obgleich über manche derselben noch weitere Untersuchungen anzustellen sind.

Es wird sich nun darum handeln, das ursprüngliche Verhalten bezüglich der Grundzahl der Riechwülste festzustellen. Darüber

---

[1]) Bei den Quadrupeden sind die Riechwülste entsprechend der fast vertical gestellten Siebplatte von vorne nach hinten, beim Menschen und bei fast allen Primaten von oben nach unten angeordnet.

[2]) Der N. olfactorius fehlt den Delphiniden, bei den Bartenwalen ist er stärker, als bei Hyperoodon.

haben die Untersuchungen von ZUCKERKANDL folgenden befriedigenden Aufschluss gebracht. Die ursprüngliche Zahl der Riechwülste ist eine verhältnissmässig geringe, und wo es sich in der Säugethier-Reihe um eine Vermehrung oder um formelle Complicationen derselben handelt, hat man es mit secundären Erwerbungen im Sinne einer Vervollkommnung zu thun.

Die meisten Säugethierordnungen, wie z. B. die grössere Zahl der Carnivoren, Nager, Insectivoren, Halbaffen[1]), Marsupialier, und Ornithorhynchus (Echidna?) besitzen fünf Riechwülste, die Ungulaten in der Regel mehr als fünf, nämlich bis zu acht; sechs bis elf Riechwülste (Orycteropus besitzt elf, Dasypus neun, Bradypus und Manis sieben, Myrmecophaga sechs) finden sich bei den Edentaten, einer bis drei bei den Primaten.

In späterer embryonaler Zeit legen sich beim Menschen sehr häufig noch drei Riechwülste, d. h. drei Siebbeinmuscheln an. Zzwischen der späteren oberen und unteren Siebbeinmuschel ragt nämlich noch eine dritte ins Nasenlumen herein. Noch zur Zeit der Geburt zeigt sich letztere mehr oder weniger gut ausgeprägt, späterhin aber wird sie rudimentär und in der Regel von der oberen Siebbeinmuschel deckelartig überwachsen. In dieser oberen Siebbeinmuschel, welche als primäre bezeichnet werden kann, ist noch die Anlage einer vierten Siebbeinmuschel enthalten, die sich aber nur mehr ausnahmsweise differenzirt. Somit repräsentiren vier Siebbeinmuscheln die ursprüngliche Faltungsweise des menschlichen Siebbeins, und diesen entsprechen drei (eine untere, mittlere und obere) Siebbeinspalten. Es weist dieses Verhalten auf das Siebbein jener Säugethiere zurück, welche vier Riechwülste besitsen (E. ZUCKERKANDL).

[1]) Principielle Unterschiede zwischen dem Siebbein der Quadrupeden und Halbaffen existiren nicht, doch finden sich bei den letzteren bereits Rückbildungen, die in der Reihe der Prosimier immer deutlicher werden und Verhältnisse anbahnen, wie sie sich bei den Primaten in vollster Entwicklung finden.

Das periphere Geruchsorgan der Affen der neuen Welt zeigt einen eigenen Typus, der zwischen dem der Affen der alten Welt und dem der Prosimier steht, von letzterem aber mehr entfernt ist, als von ersterem. Die niederen Affen der alten Welt haben einen eigenen Entwicklungsgang genommen, und zwar treten die charakteristischen Abänderungen auf an den Sinus, am Nasoturbinale und am unteren Nasengang. Was die Entwicklung des Geruchssinnes betrifft, so stehen sie entschieden am niedrigsten in der Säugethierreihe (Kleinheit des Lobus olfactorius, Fehlen der Siebplatte, geringe Zahl der Riechwülste).

Die anthropoiden Affen weichen im Bau ihres peripheren Geruchsorgans vielfach von einander ab, und zwar vor Allem in dem Verhalten der knöchernen Umrahmung des Zuganges zum Sinus maxillaris und in der Art der Sinusbildung. Weniger starke Differenzen finden sich in der Form und Anordnung der Muscheln, worin sie sich den Katarrhinen anschliessen, doch so, dass die schon bei letzteren angebahnten Verhältnisse sich weiter entwickeln und bei Gorilla die denkbar höchste Ausbildung erreichen. Die Tendenz zur Sinusbildung, die sich schon bei den Platyrhinen ausgesprochen findet, ist bei den Anthropoiden eine ungleich grössere. Verhältnissmässig gering ist sie bei Hylobates, während sie bei Orang eine kolossale und eigenthümliche Entfaltung zeigt, so dass hier Stirn- und Keilbeinhöhle durch den mächtig entfalteten Sinus maxillaris verdrängt erscheinen. Auch bei Gorilla finden sich bedeutende Sinusbildungen, doch sind hier alle drei von einander getrennt.

Bezüglich der Verhältnisse des Menschen und gewisser allgemeiner, auf Schädel- und Gehirnwachsthum sich beziehender, für die Morphologie des peripheren Geruchsorganes wichtiger Gesichtspunkte verweise ich auf die Arbeit von O. SEYDEL.

Die obigen Betrachtungen beziehen sich auf die eigentliche Regio olfactoria, resp. auf das Siebbein-Labyrinth mit seinen „Riechwülsten". Ich habe dabei absichtlich den Ausdruck Muschelbildung vermieden und dafür den von SCHWALBE eingeführten Namen „**Riechwulst**" gebraucht, um dabei von vorneherein jede Parallele mit der „Muschel" niederer Vertebraten auszuschliessen. Nun aber erhebt sich die Frage nach dem Verbleib der letzteren in der Reihe der Mammalia. Auch auf diese hat sie sich in Form des Nasoturbinale fortvererbt, aber sie besitzt hinfort kein Riechepithel mehr, sondern hat offenbar einen Functionswechsel eingegangen. Was zunächst ihre Gestalt betrifft, so ist sie bei gut riechenden Thieren in der Regel eine gefaltete, oder mehr oder weniger verästelte, d. h. sie weist complicirtere Formverhältnisse auf, als im gegentheiligen Fall, wo es sich um eine einfache oder doppelt gewundene Muschel handelt. Letztere ist als die ursprünglichste zu betrachten, aus der sich die übrigen Formen erst secundär entwickelt haben.

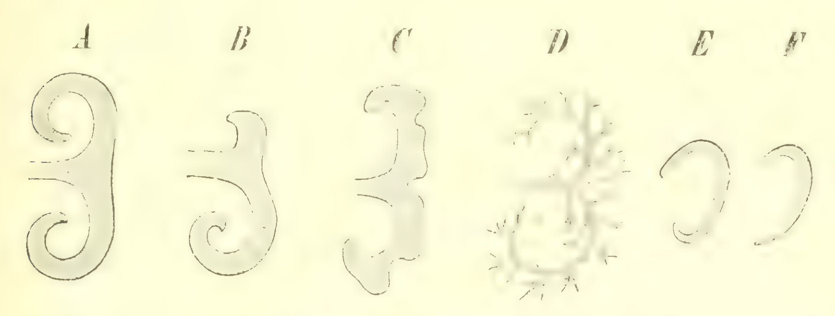


Fig. 223. Verschiedene Formen des Nasoturbinale der Säugethiere. **A** doppelt gewundene Muschel, **B** Uebergang zur einfach gewundenen **E F**, **C** Uebergang der doppelt gewundenen zur dendritischen Nasenmuschel **D**. (Fortschreitende Oberflächenvergrösserung.) (Nach ZUCKERKANDL.)

Die Grössenentwicklung der Muschel verhält sich stets proportional zu der Entfaltung der in ihren Bereich fallenden Trigeminus-Ausbreitung, obgleich sich letztere nicht allein auf die Muschel beschränkt. Es wird somit die Nasenschleimhaut ausser Geruchs- und einfacher Tastempfindung auch noch Empfindungen anderer Qualität (Temperatur, Feuchtigkeitsgrad der Luft) vermitteln. Abgesehen aber von der Bedeutung der Muschel als Spür- und Witterungsorgan hat dieselbe bei starker Verästelung auch noch sicherlich die Bedeutung eines Luftfilters, eines Erwärmungs- und Befeuchtungsapparates.

Stets liegt das Nasoturbinale in der unteren, durch die Choanen in den Rachen mündenden Partie der Nasenhöhle, d. h. in der sogenannten Pars respiratoria, während die Riechwülste mit der Labyrinthpartie mehr nach oben und hinten in die Pars olfactoria gerückt erscheinen.

Die Nasenhöhle der Säugethiere steht häufig mit Nebenhöhlen, d. h. mit der Stirn-, Kiefer- und Keilbeinhöhle, in offener Verbindung (vergl. die letzte Fussnote). Auch in diesen Nebenhöhlen, welche sich alle von dem ursprünglich knorpeligen Ethmoidal-Gerüst

aus entwickeln, können bei gut ausgebildetem Riechvermögen ebenfalls noch Riechwülste entstehen, wie dies z. B. für die Keilbeinhöhle gilt. Erwägt man noch weiter, dass bei Amphibien und Reptilien stets auch noch die Kieferhöhle von Riechschleimhaut ausgekleidet ist, so wird die ursprüngliche Bedeutung dieser Nebenhöhlen als wichtiger Beigaben zum Riechorgan ersichtlich. Die Verringerung des Riechvermögens führt dann entweder zu einem theilweisen oder völligen Schwund der Nebenhöhlen, oder aber sie bestehen, von gewöhnlicher Schleimhaut bekleidet, als lufthohle Räume fort. Im letzteren Fall betheiligen sie sich also nicht mehr am Riechact, sondern fallen unter einen andern Gesichtspunkt, wie ich dies bei der Besprechung der pneumatischen Knochen (vergl. das Respirations-System der Vögel) näher ausführen werde.

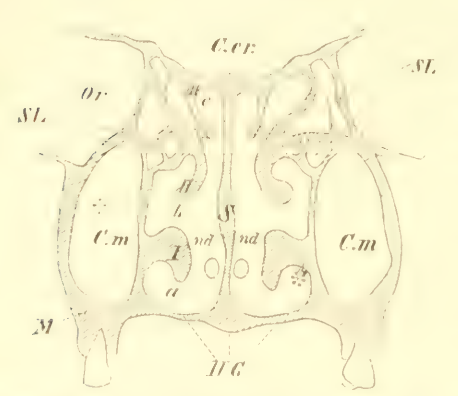


Fig. 224. Frontalschnitt durch die menschliche Nasenhöhle. *I* Muschel, *II*, *III* unterer und oberer Riechwulst, *a*, *b*, *c* unterer, mittlerer und oberer Nasengang, *S* Septum nasale, *nd*, *nd* Rudiment eines Jakobson'schen Organes (sollte weiter basalwärts eingezeichnet sein), * Ausmündungsstelle des Thränennasenganges, † Eingang ins Cavum maxillare (*C.m*), *SL* Siebbein-Labyrinth, *HG* Harter Gaumen, *C.cr.* Cavum cranii, *M* Maxilla.

Was die **Nasendrüsen** der Säugethiere betrifft, so zerfallen sie in zwei grosse Abtheilungen: 1) in die kleinen, überall zerstreuten Bowman'schen Drüsen, an welchen man einen doppelten Epithelcharakter (seröse und mucöse Zellen) unterscheiden kann, und 2) in einen grösseren, in der Reihe der Säugethiere sehr verbreiteten Drüsenapparat, der schon im 17. Jahrhundert von N. Steno (Stenson) entdeckt, später aber wieder in Vergessenheit gerathen war. Neuerdings wurde er von C. Kangro unter dem Namen der Steno'schen Nasendrüse wieder beschrieben. Diese Drüse, welche schon in sehr früher embryonaler Zeit auftritt und bei manchen Säugern bereits stark rückgebildet ist, liegt seitwärts im resp. am Boden des Cavum nasale und kann sich, beim Vorhandensein einer Highmors-Höhle, in letztere hineinziehen. Die Drüse repräsentirt ein altes Erbstück[1]).

Von Interesse ist eine enorme Drüse, welche bei Monotremen zum Jakobson'schen Organ in Beziehung steht und welche sich nach und nach rückwärts von diesem längs dem ganzen Septum nasale ausdehnt.

Das am meisten in die Augen springende Merkmal der Säugethiernase besteht in dem Auftreten einer **äusseren Nase**, die wir uns aus der Vorhöhle der Reptiliennase herausgewachsen, also gewissermassen als eine Verlängerung derselben zu denken haben. Abgesehen von den prominirenden Ossa nasalia spielt unter den die äussere Nase

[1]) Während die Steno'sche Nasendrüse bis jetzt bei allen darauf untersuchten Säugethieren — und deren ist es eine sehr grosse Zahl — nachgewiesen werden konnte, ist dies beim Menschen bisher nicht gelungen. Wenn sie sich hier überhaupt noch anlegt, so erfährt sie jedenfalls niemals eine gleich hohe Ausbildung wie dort.

stützenden Knorpeln der von der Lamina cribrosa des Siebbeins entspringende, nach vorne weit ausspringende Scheidewandknorpel eine Hauptrolle; jedoch ausser den Differenzirungen des Ethmoidalknorpels — denn als solcher ist jener zu betrachten — existiren auch noch selbständige Stücke, die sich am Aufbau des äusseren Nasengerüstes betheiligen. Als solche figuriren z. B. die drei, in die Spitze und die sogenannten Nasenflügel des Menschen eingefügten kleinen Knorpellamellen, die übrigens sowohl nach Form, als nach Zahl und Grösse bedeutenden Schwankungen unterworfen sind (vergl. die bald zur Veröffentlichung kommende Arbeit von SPURGAT).

Die aus functionellen Gründen den mannigfachsten Modificationen unterworfene äussere Nase steht unter der Herrschaft einer oft reich entfalteten Muskulatur, die namentlich bei tauchenden Säugern von Wichtigkeit wird, indem hier durch einen Sphincter und wohl auch durch einen besonderen Klappenapparat ein completer Abschluss der äusseren Nasenlöcher ermöglicht ist. Eine ganz excessive Entwicklung und Vermehrung der Muskulatur findet sich bei Rüsselbildungen (Tapir, Schwein, Maulwurf, Spitzmaus und Elephant, welch letzterer mehr als 30 000 Muskeln in seinem Rüssel besitzen soll). Der Rüssel, meist nur als Tastorgan fungirend, repräsentirt beim Elephanten zugleich einen Greifapparat.

Jakobson'sche Organe.

Unter den JAKOBSON'schen Organen versteht man eine vom Cavum nasale schon in embryonaler Zeit sich gänzlich abschnürende, paarige Nebennasenhöhle, die vom Olfactorius und Trigeminus versorgt wird und die durch eine besondere Oeffnung mit der Mundhöhle in Verbindung steht.

Abgesehen von gewissen, von mir schon früher erwähnten Einrichtungen bei Fischen (Petromyzon, Polypterus), welche in ihrer morphologischen Bedeutung noch näher zu prüfen sind, begegnen wir bei terrestrischen Thieren zum ersten Mal einem JAKOBSON'schen Organ bei den **Amphibien** (Fig. 225). So haben Untersuchungen an Urodelen-(Tritonen-)Larven gezeigt, dass die Nasenhöhle bei 12 mm langen Thieren eine kleine, ventral und median gerichtete Ausstülpung besitzt, welche zu dem ventralen Olfactoriusast in Beziehung steht. Später erfährt die gesammte Nasenhöhle eine Verschiebung in ihrer Lage zur Medianebene, und zwar so, dass bei 18 mm langen Thieren eine ventrale Parthie in lateraler Richtung abgewichen und als eine einstweilen mit reichlichem Sinnesepithel ausgekleidete Bucht gegen den Oberkiefer gerichtet erscheint. Das blinde Ende jedoch hat sich zu einer Drüse entwickelt, welche der später zu erwähnenden JAKOBSON'schen Drüse der Gymnophionen homolog zu erachten ist (SARASIN, BURCKHARDT).

Diese bei Salamandrinen nur vorübergehend zu beobachtende, mediane (basale) Lage jenes Divertikels der Hauptnasenhöhle wird bei Siren lacertina in Form eines nach vorne blind endigenden Sackes zeitlebens beibehalten, während der Axolotl hinsichtlich der Lageverhältnisse des in Frage stehenden Organes eine Mittelstellung zwischen Salamandrinenlarven und Siren einnimmt (HARRIS H. WILDER).

Genau so entwickelt sich nach den beiden SARASIN bei Ichthyophis (Epicrium glut.) jene in der Maxillarbucht liegende,

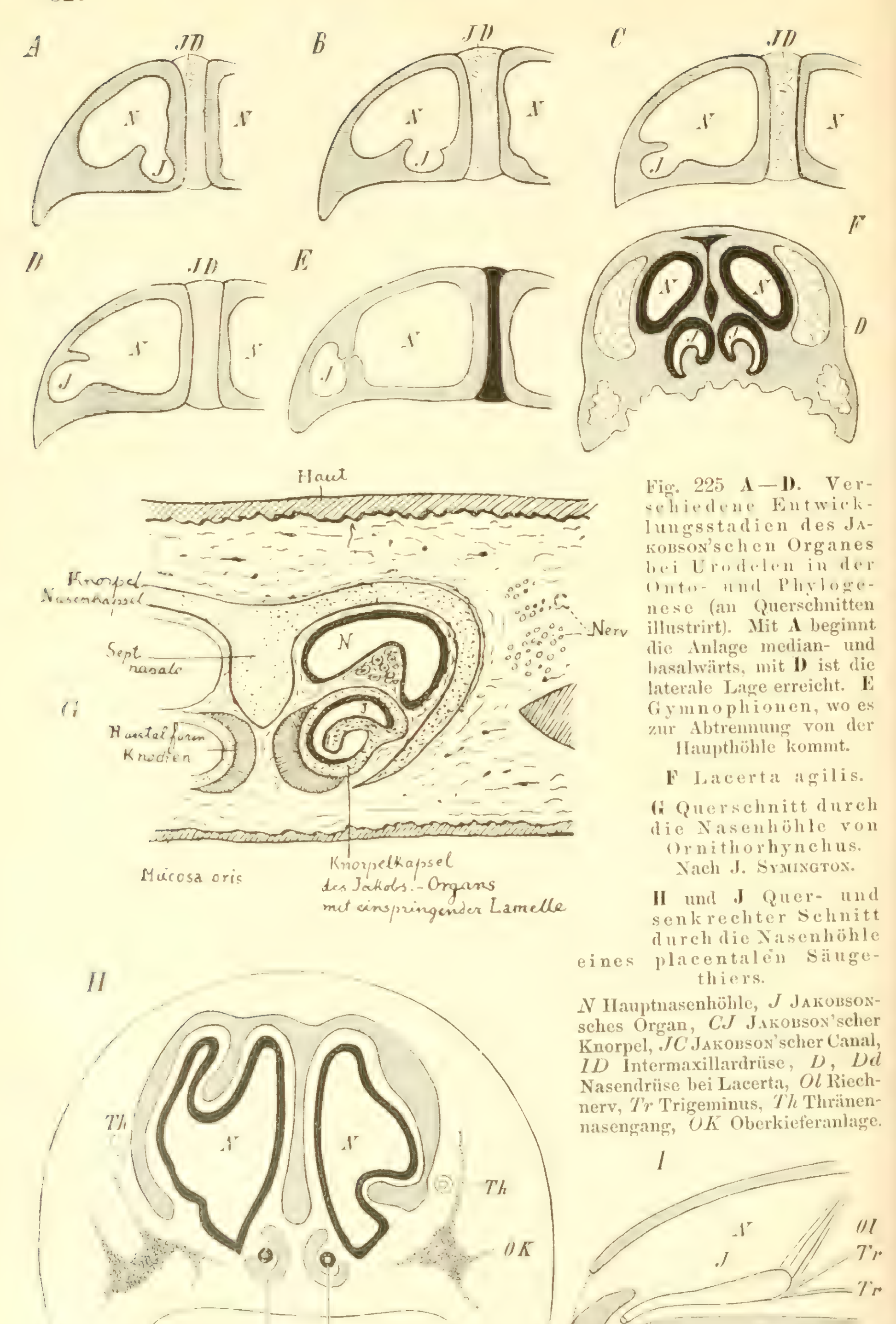


Fig. 225 **A—D.** Verschiedene Entwicklungsstadien des Jakobson'schen Organes bei Urodelen in der Onto- und Phylogenese (an Querschnitten illustrirt). Mit **A** beginnt die Anlage median- und basalwärts, mit **D** ist die laterale Lage erreicht. **E** Gymnophionen, wo es zur Abtrennung von der Haupthöhle kommt.

F Lacerta agilis.

G Querschnitt durch die Nasenhöhle von Ornithorhynchus. Nach J. Symington.

H und **J** Quer- und senkrechter Schnitt durch die Nasenhöhle eines placentalen Säugethiers.

N Hauptnasenhöhle, *J* Jakobson'sches Organ, *CJ* Jakobson'scher Knorpel, *JC* Jakobson'scher Canal, *ID* Intermaxillardrüse, *D*, *Dd* Nasendrüse bei Lacerta, *Ol* Riechnerv, *Tr* Trigeminus, *Th* Thränennasengang, *OK* Oberkieferanlage.

bei verschiedenen Genera der Gymnophionen verschieden stark von der Haupthöhle sich abschnürende Nebenkammer des Riechorganes, welche ich zum ersten Male im Jahre 1879 beschrieben und als JAKOBSON'sches Organ (in physiologischer Beziehung) gedeutet habe [1]). Die zugehörige grosse Drüse entwickelt sich schon sehr frühe, während die Verbindung mit dem von der äusseren Haut her entgegenwachsenden Thränennasengang erst später erfolgt. Die Abschnürung des JAKOBSON'schen Organes, d. h. eben jenes lateral-(maxillar-)wärts sich wendenden Divertikels, erfolgt erst secundär. Die vollkommenste Abschnürung wird bei der Gattung Coecilia erreicht.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass auch in der maxillaren Riechbucht der Anuren homologe Verhältnisse vorliegen, doch sind hierüber noch genauere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen anzustellen.

Ganz an derselben Stelle, wie bei Amphibien, d. h. basal- und zugleich medianwärts, nahe dem Septum nasale, entsteht auch das JAKOBSON'sche Organ der **Amnioten.** Auch hier handelt es sich um eine Divertikelbildung der Hauptnasenhöhle mit schliesslicher Abschnürung und Communication mit der Mundhöhle; allein die kleine, paarige, von reichlichem Riechepithel ausgekleidete Höhle, von deren Boden sich eine Papille erhebt, verschiebt sich hier nicht lateralwärts, sondern verharrt bei **Sauriern, Schleichen, Amphisbänen** und **Schlangen** [2]) zwischen dem Boden der Nasenhöhle und dem Dach der Mundhöhle sozusagen in loco nascendi (Fig. 225).

Bei **Crocodiliern, Schildkröten** und **Vögeln** sind keine ausgebildeten JAKOBSON'schen Organe nachgewiesen, doch sind hierüber an wohl conservirtem Embryonen-Material noch genauere Untersuchungen anzustellen. Ein JAKOBSON'sches Organ wurde von MEEK bei Embryonen von Crocodilus biporcatus, wenn auch nur in schwachen Spuren, aufgefunden [3]). Bei Vögeln trifft man nach W. K. PARKER gewisse am Nasenboden liegende Knorpel, die da, wo sie sonst in der Wirbelthierreihe (wie z. B. bei Lacertiliern und Säugern) auftreten, stets enge an die Existenz der JAKOBSON'schen Organe geknüpft sind. Bei **Säugern** (Marsupialier, Edentaten, Insectivoren, Nager, Carnivoren und Hufthiere) existiren JAKOBSON'sche Organe in weitester Verbreitung. Hier handelt es sich stets um zwei basalwärts vom Septum nasale liegende, in den meisten Fällen von Knorpelkapseln (HUSCHKE'sche Pflugscharknorpel) gestützte Röhren (JAKOBSON'sche Röhren), welche hinten blind geschlossen sind, vorne dagegen gewöhnlich durch die den Zwischenkiefer durch-

[1]) Damals gab ich eine Schilderung der bei allen Gymnophionen vierfach vorhandenen Riechnerven, und machte auf das dadurch erreichte Compensationsverhältniss dem rudimentären Sehorgan gegenüber aufmerksam. Ich zeigte ferner, wie der ventrale Olfactoriusast jederseits allein für das JAKOBSON'sche Organ bestimmt ist.

[2]) Nach J. BEARD finden sich am Boden des Riechepithels des JAKOBSON'schen Organes der Schlangen Anordnungen der Ganglienzellen in Knospenform, sodass man dadurch an die BLAUE'schen Geruchsknospen der Anamnia erinnert wird.

[3]) Bei dem von SLUITER beschriebenen JAKOBSON'schen Organ von „Crocodilus porosus“ muss eine Verwechslung mit irgend einem Saurier vorgelegen haben (vergl. die hierüber in Aussicht stehende Mittheilung von C. RÖSE).

bohrenden Stenson'schen Gänge auf dem Wege der Canales incisivi in die Mundhöhle einmünden[1]).

Das Jakobson'sche Organ von Ornithorhynchus[2]) ist sehr stark entwickelt und erheischt eine besondere Besprechung. Es liegt basal- und etwas lateralwärts vom Septalknorpel der Nase, welch letzterer mit der das Organ rings umgebenden Knorpelhülse nirgends direct zusammenhängt. Nach vorne jedoch von dem Foramen naso-palatinum, durch welches das Organ mit dem Cavum oris in Verbindung steht, geht jene Knorpelhülse in den Knorpel des Nasenhöhlenbodens direct über; nach hinten davon stellt sie ein vollkommen freies Gebilde dar. Nach rückwärts ist das Knorpelskelet des Jakobson'schen Organes von Zweigen des Riechnerven und von Drüsengewebe durchbohrt. Von der Aussenseite desselben springt eine gekrümmte Knorpelspange ins Lumen vor, wodurch letzteres z. Th. in zwei Räume getheilt wird. Durch dieses Knorpelgerüste entfernt sich das Jakobson'sche Organ des Ornithorhynchus sehr beträchtlich von demjenigen der placentalen Säugethiere, während es mit dem Organ von Echidna, welches von W. N. Parker beschrieben worden ist, principiell übereinstimmt. Nur bei Monotremen unter allen Säugethieren findet also eine, durch jene ins Lumen einspringende, formell an ein Os turbinatum erinnernde Lamelle bedingte Oberflächenvergrösserung der epithelialen Auskleidung statt. Etwas Aehnlichem begegnet man nur bei Reptilien, und zwar vor Allem bei Sauriern und Schlangen, allein hier wie dort — und das ist, meine ich, sehr zu beachten — bedeutet jene Einrichtung keine unmittelbare Steigerung der riechenden Function, da die freie Oberfläche der einspringenden Lamelle nicht von Sinnesepithelien, sondern nur von einem Flimmerepithel, Blutgefässen, von Drüsen und Bindegewebe überzogen ist. Auf Grund dieses Verhaltens kann man nur von einem accessorischen, z. Th. mechanisch wirkenden Sinnesapparat sprechen.

Alles in Allem genommen darf man gleichwohl behaupten, dass das Jakobson'sche Organ der Monotremen die höchste Stufe der Ausbildung erreicht (Symington) (Fig. 225).

Bei Marsupialiern stellt der Jakobson'sche Knorpel keine geschlossene Röhre vor, und das ganze Organ weicht von demjenigen der placentalen Säugethiere, wie es scheint, principiell nicht ab.

[1]) Bei Einhufern und, wie es scheint, auch beim Kameel und der Giraffe ist ein durchgängiger Nasengaumengang nicht vorhanden; an seiner Stelle liegt eine Einsenkung des Nasenhöhlenbodens, und in diese mündet der Jakobson'sche Gang. Bei Kaninchen, Hase und Ratte, welche einen durchgängigen Nasengaumengang besitzen, mündet der Jakobson'sche Gang weit vor der Nasenöffnung des Nasengaumenganges am Boden der Nasenhöhle.

Der Jakobson'sche Gang fehlt bei den untersuchten Affen der alten Welt, dem Flughund, der Fledermaus, den Cetaceen und dem Seehund; er findet sich dagegen bei den Affen der neuen Welt, den Halbaffen und in der ganzen Reihe der übrigen untersuchten Säugethiere. Manatus soll nach Stannius ein besonders gut entwickeltes Jakobson'sches Organ besitzen.

[2]) Die Nasenhöhle von Ornithorhynchus zerfällt unmittelbar hinter den äusseren Nasenlöchern durch zwei quere, aus fibrösem Gewebe bestehende und von Plattenepithel bedeckte Scheidewände in drei übereinanderliegende Abtheilungen, wovon die oberste und unterste nach rückwärts je in einen kurzen Blindsack endigen, während sich die mittlere, grösste, nach hinten in die eigentliche Nasenhöhle fortsetzt. Die Scheidewände enthalten einige kleine Drüsen, deren Ausführungsgänge in die mittlere Abtheilung ausmünden. — Die Bedeutung dieser Einrichtung ist nicht bekannt.

Die JAKOBSON'schen Röhren der placentalen Säugethiere sind ebenfalls mit acinösen Drüsenapparaten ausgestattet, und was die zu ihnen tretenden Olfactoriuszweige anbelangt, so streichen sie von der Lamina cribrosa des Siebbeins schräg am Septum nasale nach vorne und abwärts, wobei sie die septale Schleimhaut zu schwachen Längswülsten erheben. Auch Trigeminuselemente treten zu den JAKOBSON'schen Röhren. Bei der Ratte findet sich nach HERZFELD in der Umgebung der JAKOBSON-schen Gänge ein starker, unter dem Einfluss glatter Muskeln stehender venöser Sinus.

Dass auch beim erwachsenen Menschen noch Rudimente eines JAKOBSON'schen Organes existiren, kann nach neueren Untersuchungen keinem Zweifel mehr unterliegen. Die betreffenden epithelialen Röhren stimmen in ihrem Bau vollkommen mit denen gewisser Säugethiere, wie z. B. der Ratte, überein. Das Epithel der lateralen Wand gleicht dem der Regio respiratoria, das der medialen Wand, welches fast viermal so dick ist, dem der Regio olfactoria der Nasenhöhle. Von den charakteristischen fadenförmigen Riechzellen ist übrigens nichts darin nachzuweisen, man wird vielmehr nur an die Stützzellen des Riechorganes erinnert. Zwischen ihnen stehen kürzere spindelförmige Elemente, welche die freie Oberfläche nicht erreichen (unentwickelte Riechzellen?). Zahlreiche acinöse Drüsen münden in den JAKOBSON'schen Gang aus. Während beim Organ des Erwachsenen bis jetzt keine Nerven nachgewiesen worden sind, tritt bei menschlichen Embryonen ein starker Olfactoriuszweig ganz ebenso an den Gang heran, wie dies bei anderen Säugern geschieht.

Alles in Allem genommen besitzt das JAKOBSON'sche Organ des Menschen einen durchaus rudimentären Charakter. Dies spricht sich nicht nur in seinem inconstanten Vorkommen, in der oft nur einseitigen Entwicklung, in seiner oft schon während der Ontogenese eintretenden Verödung, sondern auch in seinem ganzen histologischen Aufbau aus (MERKEL, SCHWINK, CHIARUGI).

Was die physiologische Aufgabe der JAKOBSON'schen Organe betrifft, so mag sie darin bestehen, die in die Mundhöhle eingebrachten Speisen unter directe Controle der Riechnerven zu stellen. Man erinnert sich dabei unwillkürlich des Volksausdruckes: es „schmeckt“ etwas gut, anstatt: es riecht gut.

Der Spritzapparat der Gymnophionen.

Bei den Schleichenlurchen existirt ein höchst merkwürdiges Organ, das sowohl zur Nasenhöhle als zur Orbita in den engsten topographischen Beziehungen steht und welches aus diesem Grund wohl am besten an dieser Stelle zur Besprechung kommt. Ich habe dasselbe im Jahre 1879 genau beschrieben und verweise bezüglich feinerer Details auf meine Monographie der Gymnophionen.

Es handelt sich um eine, in der Orbita gelegene, fibröse, von starken Muskeln umsponnene Blase, die sich nach vorne in einen Canal des Oberkiefers hinein röhrenartig verlängert und an der freien Wangenfläche, in der Nähe der Schnauze ausmündet. In dieses so gestaltete Hohlgebilde springt eine eigenartig ins Lumen sich einrollende Falte vor, welche nach vorne in eine stöpselartige Spitze oder Papille endigt.

Das Innere des ganzen Apparates wird durchzogen von einem als Retractor wirkenden Längsmuskel, und dieser strahlt in die an der oben

genannten Wangenöffnung gelegene blutreiche und in Folge der durch das Blut gesetzten Schwellung (Erection) ausstossbare Papille aus. Letztere besitzt an ihrem Ende einen Tastfleck (SARASIN).

Rings um den eben genannten Muskel gruppirt sich in dem blasenartig erweiterten Abschnitt des Organes eine mächtige Drüse, welche ihr Secret in das Lumen des schlauchförmigen Abschnittes entleert (WIEDERSHEIM).

Die Bedeutung dieses in der Vertebratenreihe einzig dastehenden Apparates ist noch nicht sicher bekannt. Ich dachte früher (vgl. meine Gymnophionenmonographie) an einen Spritzapparat, aus welchem unter starker Muskelkraft ein Giftstrahl geschleudert werden könnte. Die beiden SARASIN sprechen von einem Reinigungsapparat des Tasters und des Thränennasenganges (vgl. diesen). Als „Taster" bezeichnen die genannten Autoren den von LEYDIG und mir bereits geschilderten „Tentakel" und theilen für die Berechtigung ihrer Auffassung dieses Organes als eines Tastapparates die interessante Thatsache mit, dass dasselbe beim lebenden Thier wie der Fühler einer Schnecke unaufhörlich vorgestossen werde. — Die Orbitaldrüse habe ich schon vor Jahren für eine modificirte HARDER'sche Drüse erklärt (vgl. das Sehorgan).

Sehorgan.

Wie früher schon erwähnt, geht die Anlage des **Sehnerven** aus dem Stiel jener Ausstülpung des primären Vorderhirns hervor, die man mit dem Namen der primitiven Augenblase bezeichnet. Sie stellt also einen Hirntheil dar und zeigt insofern verwandtschaftliche Beziehungen zum Lobus olfactorius. Auf ihre Entwicklung werde ich später eingehen.

Im Allgemeinen steht der Sehnerv in geradem Verhältniss zur Grösse der Augen. Ueber seine Lagebeziehungen zum Gehirn habe ich früher schon Mittheilung gemacht, und ich verweise deshalb auf die Schilderung des Zwischenhirns.

In den meisten Fällen kann man am Sehnerv drei mehr oder weniger scharf differenzirte Abschnitte unterscheiden, die man als **Tractus, Chiasma** und **Nervus** zu bezeichnen pflegt.

Ein Chiasma, d. h. eine, wenn auch nicht überall vollkommene, Durchkreuzung der beiden Sehnerven ist wohl stets vorhanden, wenn sie auch nicht überall an der Hirnbasis frei zu Tage liegt, sondern zuweilen, wie z. B. bei Myxinoiden, Dipnoërn und zum Theil auch bei Petromyzonten[1]), in die Hirnsubstanz tief eingesenkt ist und so ihre ursprüngliche centrale Lage bewahrt.

Während es sich bei den meisten Teleostiern nur um eine einfache Uebereinanderlagerung der beiden Sehnerven handelt (Fig. 226 A),

[1]) Auf allen Entwicklungsstufen zeigt der Sehnerv der Petromyzonten ein von dem der übrigen Wirbelthiere abweichendes Verhalten. Er bildet nämlich von seinem Austritt aus dem Bulbus an nicht einen mehr oder weniger walzenförmigen, compacten nervösen Körper; seine Fasern ordnen sich vielmehr in der Weise an, dass sie die Wand eines Hohlcylinders bilden, der durch einen Strang quer zur Längsachse gestellter spindelförmiger Zellen vollkommen ausgefüllt wird. Diese Zellen sind ihrem ganzen Habitus nach bindegewebiger Natur und stammen von dem Gewebe her, welches durch die später zu besprechende, fötale Augenspalte in den Augenbecher einwuchert und sich von da aus auf den ursprünglich ebenfalls hohlen Augenblasenstiel fortsetzt (vergl. C. KOHL).

tritt bei einigen (Harengus, Engraulis) der eine Opticus durch einen Schlitz des andern hindurch, und dieses Verhältniss sehen wir bei Reptilien immer weiter gedeihen, bis schliesslich eine sehr complicirte, gegenseitige Durchflechtung zu Stande kommt (Fig. 226 B—D). Am feinsten und zartesten erscheint dieses korbartige Geflecht bei Säugethieren, wo es schliesslich nur noch durch Schnittserien analysirbar wird.

Eine zweite mehr oder weniger vollständige Durchkreuzung der Opticusfasern kann vor der Ausbreitung jedes Opticus in die Retina stattfinden (vergl. später das Capitel über die Retina).

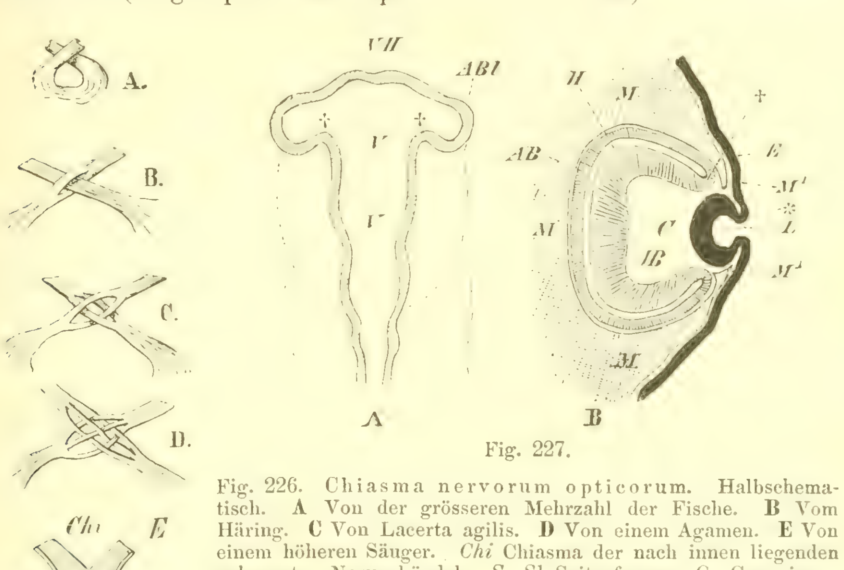


Fig. 226.

Fig. 227.

Fig. 226. Chiasma nervorum opticorum. Halbschematisch. **A** Von der grösseren Mehrzahl der Fische. **B** Vom Häring. **C** Von Lacerta agilis. **D** Von einem Agamen. **E** Von einem höheren Säuger. *Chi* Chiasma der nach innen liegenden gekreuzten Nervenbündel, *S*, S^1 Seitenfasern, *Co* Commissur.

Fig. 227. **A** Anlage der primitiven Augenblasen (*ABl*), *VH* Vorderhirn, *V*, *V* Ventrikelraum des Gehirns, welcher bei †† mit der Höhle der primitiven Augenblasen in weitester Communication steht. **B** Halbschematische Darstellung der secundären Augenblase und der vom Ektoderm sich abschnürenden Linse. *IB* Inneres Blatt der secundären Augenblase, aus welchem die Retina entsteht, † Umschlagstelle desselben in das äussere Blatt (*AB*), aus welchem das Pigmentepithel hervorgeht, *H* Höhle der secundären Augenblase, *L* Linse, welche als becherartige Einsenkung vom Ektoderm (*E*) aus entsteht, * Umschlagsrand des Ektoderms, *M*, *M* mesodermales Gewebe, welches bei M^1, M^1 zwischen Epidermis und der davon sich abschnürenden Linse hineinwuchert und sich zur hinteren Schicht der Cornea sowie zur Iris differenzirt. *C* Vom Glaskörper erfüllter Raum zwischen Linse und Retina.

Im Gegensatz zu den Wirbellosen, wo das Sehorgan auf einem Differenzirungsprocess des Integumentes beruht, bilden sich, wie oben schon angedeutet wurde, die lichtempfindenden Elemente des Wirbelthierauges aus jener paarigen Ausstülpung des primären Vorderhirnbläschens, von welcher schon beim Gehirn die Rede war.

Es handelt sich dabei also um einen an die Peripherie gerückten Hirntheil.

An der Stelle, wo die Augenblase die Epidermis berührt, beginnt diese zu wuchern, während gleichzeitig die vordere Wand der Blase

derart einsinkt, dass ein doppelwandiger Becher oder, wie der Ausdruck gewöhnlich lautet, eine **secundäre Augenblase** daraus resultirt (Fig. 227 B).

Indem dann später die innere und äussere Wand derselben (Fig. 227 B *IB* und *AB*) mit einander verwachsen, wird aus der ersteren die definitive lichtpercipirende Haut, aus der letzteren dagegen das sogen. **Pigmentepithel.**

Die zuerst gebildeten Opticusfasern entstammen, wie dies zuerst von KEIBEL an Reptilienembryonen dargethan und später von HIS und FRORIEP bestätigt worden ist, den Zellen der Retina, und wachsen von diesen centripetalwärts; dazu gesellen sich später central entspringende Fasern.

Der Auffassung des N. opticus im Sinne eines von der Haut her entstandenen Sinnesnerven steht aber der Umstand entgegen, dass derselbe eben kein peripherer Nerv, sondern eine centrale Leitungsbahn, d. h. eine Leitungsbahn zwischen verschiedenen Theilen des Centralorganes ist, von denen der eine, die Retina, sich ganz abschnürt, die andern dagegen in dem Hauptcomplex liegen, welcher den Namen Gehirn führt (FRORIEP, Anat. Anz. VI. Jahrg. Nr. 6. 1891).

Die weiteren Entwicklungsvorgänge gestalten sich nun so, dass sich jenes oben erwähnte epidermoidale Zellpacket in die **Augenlinse** (Lens crystallina[1]) differenzirt, von seinem Mutterboden, dem Ektoderm, abschnürt und das Innere der Augenblase mehr und mehr erfüllt (Fig. 227 B *L*). Was in letzterer an Raum übrig bleibt, wird von mesodermalem, ventralwärts durch den sogen. Chorioidealschlitz einwucherndem Gewebe eingenommen, und aus letzterem geht der der Linse gegenüber später immer mehr zur Geltung kommende **Glaskörper (Corpus vitreum)** hervor (Fig. 227 B *C*), zugleich wachsen mit dem Mesoderm die für die Ernährung des embryonalen Auges hochwichtigen Gefässe herein (Vasa centralia N. optici, Arteria hyaloidea, Tunica vasculosa lentis)[2]).

[1]) Nach BÉRANECK repräsentirt die Krystalllinse das von der äusseren Haut her seine Entstehung nehmende Auge der Vorfahren der heutigen Wirbelthiere. Seine bläschenartige Anlage erinnert an das ebenfalls vom Integument sich abschnürende Ohrbläschen, und andererseits an die Art und Weise der Entstehung des Augenbläschens der Gasteropoden, der Cephalopoden und gewisser Anneliden. Erst später, als jenes primitive Sehbläschen der Urvertebraten in Verbindung trat mit einer Ausstülpung des Gehirnes, trat ein Functionswechsel ein. Das Sehbläschen wurde zu einem dioptrischen Apparat, und eine neue, cerebrale Retina kam zur Ausbildung.

Wenn auch obige Auffassung, die ich seiner Zeit (Medicin. Referatclub zu Freiburg 1878) selbst vertreten habe, sich nicht über den Werth einer Hypothese erhebt, so ist es immerhin, wie ich meine, bemerkenswerth, dass die Linsenanlage bei Ammocoetes sich enge an die Kette der epibranchialen Ganglien anschliesst. Darnach würde das Sehorgan in phylogenetischer Beziehung der epibranchialen Reihe angehören, während das Gehörorgan der Reihe der Hauptganglien zuzurechnen ist (KUPFFER).

[2]) Bezüglich der Entwicklung und morphologischen Bedeutung des Gefässsystems im Wirbelthierauge verweise ich auf die schöne Arbeit von O. SCHULTZE. An dieser Stelle sei nur das daraus hervorgehoben, dass die Membrana vasculosa retinae der Säugethierembryonen, oder, mit Bezug auf den ausgebildeten Zustand, die Netzhautgefässe der Säuger und die sogenannten Hyaloideagefässe vieler Kaltblüter, als identische Bildungen zu betrachten sind. Andererseits ist zu betonen, dass die Hyaloideagefässe vieler Fische, der anuren Amphibien und der Schlangen thatsächlich nicht in der „Membrana hyaloidea“, sondern in der Membrana limitans interna (Margo limitans retinae) gelegen, und dass dieselben mithin als Netzhautgefässe, und nicht als solche

Wie nun im Innern der secundären Augenblase zahlreiche Blutbahnen verlaufen, so gilt dasselbe auch für deren äussere Peripherie, allwo sich eine förmliche Gefässhaut, die sogen. **Chorioidea**, ausbildet (Fig. 228 *Ch*).

Diese wächst an ihrer vorderen Circumferenz zur sog. **Regenbogenhaut** oder **Iris** aus (Fig. 228 *Ir*), legt sich unter Erzeugung eines radiär angeordneten Faltensystems (Corpus ciliare) mit dieser vorhangartig vor die Linse, erhält hier später einen kreisförmigen Ausschnitt (**Sehloch, Pupille**) und lässt die Lichtstrahlen einfallen. Dies geschieht in geringerem oder höherem Grade, je nachdem der in der Iris vorhandene Koelliker'sche Musculus dilatator oder constrictor (Sphincter) in Wirkung tritt. Es handelt sich somit um eine Art von Blendungsapparat, wobei, was den Sphincter pupillae anbelangt, bei Fischen und Amphibien eine directe motorische Wirkung des Lichtes auf die pigmentirten glatten Muskelfasern zu constatiren ist (vergl. die interessanten Untersuchungen E. Steinach's über die Physiologie der Iris).

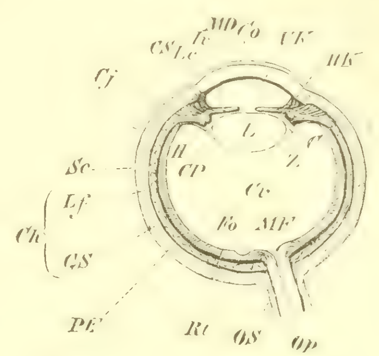


Fig. 228. Horizontalschnitt durch das linke Auge des Menschen, von oben gesehen, schematische Darstellung. *Op* N. opticus, *OS* Opticusscheide, *MF* Mariotte'scher (blinder) Fleck, *Fo* Fovea centralis (Macula lutea), *Rt* Retina, *PE* Pigmentepithel der letzteren, *Ch* Chorioidea mit ihrer Lamina fusca (*Lf*) und Gefässschicht (*GS*), *Sc* Sclera, *Co* Cornea, *Cj* Conjunctiva, *MD* Membrana Descemetii *CS* Canalis Schlemmii (die punktirte Linie sollte durch die Sclera hindurch bis zu der kleinen, ovalen Oeffnung weiter geführt sein), *Ir* Iris, *Lc* Ligamentum ciliare, *C* Ciliarfortsatz, *VK*, *HK* vordere und hintere Augenkammer, *L* Linse, *H* M. hyaloidea, *Z* Zonula Zinnii, *CP* Canalis Petiti, *Cv* Corpus vitreum.

Wie nun die Pupille keine constante Grösse besitzt, so unterliegt auch die Linse zahlreichen Form-

---

des Glaskörpers zu bezeichnen sind. Die Netzhaut vieler Fische, der anuren Amphibien und Schlangen ist also nicht gefässlos, sondern besitzt Gefässe.

Beide Gefässsysteme (Glaskörper- und Netzhautgefässe) stehen in der ganzen Vertebratenreihe in einem typischen Wechselverhältniss. Dasselbe offenbart sich sowohl in dem Verschwinden der ursprünglich stattlich entwickelten Glaskörpergefässe und dem secundären Auftreten der Netzhautgefässe in der Ontogenie der Säugethiere, als auch während des bleibenden Zustandes bei sämmtlichen übrigen Wirbelthierklassen. Einerseits begegnen wir hier einer stärkeren Entwicklung der Glaskörpergefässe — als Processus falciformis vieler Fische, als Zapfen (Pecten) vieler Reptilien und als Pecten der Vögel — neben einer geringen oder fehlenden Ausbildung der Netzhautgefässe. Andererseits fällt mit dem Auftreten der letzteren eine Reduction der Glaskörpergefässe zusammen.

Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass sich in der Reihe der Wirbelthiere die Gefässe des Glaskörpers in rückschreitender, diejenigen der Retina in fortschreitender Entwicklung befinden. Jener Process schreitet jedoch nicht gleichmässig fort, insofern wir in der Klasse der Fische, Amphibien und Reptilien bald die Netzhautgefässe, bald die des Glaskörpers die Oberhand gewinnen sehen, während bei den Vögeln die Netzhautgefässe gänzlich fehlen, um dann wieder bei den Säugethieren in ausgeprägtester Weise aufzutreten.

Die höchst entwickelten Netzhautgefässe finden sich beim Aal, während wir auf der anderen Seite bei den höchsten Wirbelthieren, in den fehlenden Netzhautgefässen des Meerschweinchens, das vollständige Ausbleiben der Entwicklung einer Membrana vasculosa retinae zu constatiren haben.

Bei Cheloniern existiren keine Netzhautgefässe.

schwankungen, je nachdem sie mehr abgeplattet oder abgerundet wird. Ersteres tritt ein beim Sehen in die Ferne, letzteres beim Sehen in die Nähe. Kurz es handelt sich um einen sehr feinen **Accommodationsapparat**, und dieser steht unter der Herrschaft eines dem N. oculomotorius unterworfenen Muskels (**M. ciliaris** s. tensor Chorioideae), welcher in ringartiger Anordnung an der Uebergangsstelle der Sclera in die Cornea entspringt und sich an dem peripheren Rand der Iris inserirt (Fig. 228 *Lc*).

Nach aussen von der als Chorioidea bezeichneten Gefässhaut liegt ein Lymphraum (Perichoroidealraum), und nach aussen von diesem endlich trifft man auf eine derbe, fibröse, oder wohl auch theilweise knorpelige oder gar verknöcherte Schicht, die man als **Sclera** oder Sclerotica bezeichnet (Fig. 228 *Sc*).

Während diese nach hinten in die Opticusscheide (*OS*) und von dort aus in die Dura mater übergeht, setzt sie sich nach vorne unter Aufhellung ihres Gewebes in die sogen. **Hornhaut** oder **Cornea** fort und erhält hier auf ihrer freien Fläche von Seiten der **Bindehaut** (**Conjunctiva**) des Auges einen epithelialen Ueberzug (Fig. 228 *Co*, *Cj*). Sclera und Cornea zusammen stellen ihrer derben Beschaffenheit wegen eine Art von Aussenskelet des Auges dar und garantiren so zusammen mit der gallertigen Masse des Glaskörpers die für die Integrität der nervösen Endapparate nothwendige Expansion des ganzen Augapfels. Zwischen Hornhaut und Cornea liegt ein weiter Lymphraum, die sogen. vordere Augenkammer (Fig. 228 *VK*).

Einen weiteren Schutzapparat für das Auge bildet die tiefe, vom Kopfskelet gebildete Orbitalbucht, sowie gewisse **Neben-** oder **Hilfsapparate**, die sich in drei Kategorieen bringen lassen:

1) **Augenlider** (**Palpebrae**).
2) **Drüsenorgane.**
3) **Muskeln** (Bewegungsapparat des Bulbus oculi).

So finden wir also den Augapfel aufgebaut aus einem System concentrisch geschichteter Häute, die von innen nach aussen als Retina (Nervenhaut), Chorioidea (mit Iris) (Gefässhaut) und Sclera (mit Cornea) (Skelethaut) bezeichnet werden. Erstere entspricht der nervösen Substanz, die zweite der Pia-, die dritte der Dura mater des Gehirns. Das Innere des Auges ist erfüllt von lichtbrechenden Medien, nämlich von der Linse und dem Glaskörper. Dazu kommen noch gewisse Nebenapparate.

Wie das Geruchsorgan, so unterliegt auch das Sehorgan in seiner Structur äusseren Einflüssen. Diese bringen dasselbe bald zu ausserordentlich feiner Entwicklung, bald zur Rückbildung oder gar zum gänzlichen Schwund, kurz sie wirken in der allerverschiedensten Weise modificirend und umgestaltend auf dasselbe ein.

Von höchstem Interesse sind deshalb jene Thiere, die durch ihren Aufenthalt an dunklen Orten, wie z. B. in der Tiefe der Meere und Seeen oder in Höhlen, ihre Sehorgane entweder theilweise oder gänzlich eingebüsst haben. Vertreter davon finden sich vorzugsweise unter den Arthropoden, sowie unter den in den Körperhöhlen schmarotzenden Würmern. Von Vertebraten wären anzuführen der blinde Fisch (Amblyopsis spelaeus) aus der Kentuckyhöhle Nordamerikas, der im Karstgebirge hausende Olm (Proteus anguineus), die Gymnophionen, unter den Schlangen Typhlops vermicularis, der Maulwurf etc. (vgl.

das schöne Werk von C. Kohl über „rudimentäre Wirbelthieraugen"). Ob dahin auch die zur Cetaceengruppe gehörige Platanista gangetica zu rechnen ist, die bei einer Körperlänge von beinahe zwei Metern ein nur erbsengrosses, offenbar im Schwinden begriffenes Auge besitzt, ist um so schwieriger zu entscheiden, als die anderen, unter gleichen Bedingungen im Ganges lebenden Cetaceen (Orcella fluminalis und brevirostris) eine solche Verkümmerung des Auges nicht aufweisen (M. Weber.)

Ich wende mich nun zur Besprechung des Sehorganes der einzelnen Wirbelthierklassen, wobei ich aber von der Retina absehe, da ihr später ein besonderes Capitel gewidmet sein soll.

Fische.

Beim **Amphioxus** ist ein Sehorgan noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen.

Unter den **Cyclostomen** zeigt sich das Auge der Myxinoiden bedeutend rückgebildet. Es wird von Haut und Muskeln überlagert und besitzt keine Spur einer Linse. Iris, Sclera, Cornea und Chorioida kommen nicht zur Differenzirung, und auch von Augenmuskeln ist nichts nachzuweisen. Die rudimentäre Retina ist vom Glaskörper nicht zu trennen und zeigt sich von den bindegewebigen Fasern desselben durchwachsen. Dieses Fasergewebe greift auch auf den Opticus bezw. auf die auf letzteren sich fortsetzende und bei Myxine das ganze Leben hindurch persistirende fötale Augenspalte über (C. Kohl).

Auch bei Ammocoetes rückt der Bulbus oculi während des Larvenlebens immer tiefer und tiefer unter die Haut und das Unterhautbindegewebe, um erst später, nachdem sich die Deckschicht zuvor bedeutend verdünnt hat, wieder an die Oberfläche zu kommen. Dadurch erst wird das Thier sehend, während es im Querderzustand, wo es sich um eine Anpassung an das subterrane Schmutzleben handelt, entweder noch gänzlich oder doch nahezu blind ist.

Schon in früher Zeit wird der Bulbus des Ammocoetes von einer Masse gleichartigen Bindegewebes umhüllt.

Aus diesem heraus differenzirt sich schon auf verhältnissmässig tiefer Entwicklungsstufe eine das Auge direct umhüllende Schicht, eine Sclero-Chorioidea, die sich gegen das umgebende Bindegewebe, aus dem sie hervorgegangen ist, immer schärfer absetzt, aber erst in sehr später Zeit eine Unterscheidung zwischen Sclera und Chorioidea zulässt. Am Rande des Augenbechers spaltet sich die Sclero-Chorioidea in drei Theile, von denen der äussere zur Cornea wird, während aus dem mittleren die Membrana Descemetii, aus dem inneren der chorioideale Theil der Iris hervorgeht. Eine eigentliche Iris sowie ein Ciliarkörper treten erst nach der Metamorphose deutlich in die Erscheinung.

Die Linsenhöhle verschwindet auch bei Petromyzon niemals gänzlich. Bei Ammocoetes existirt in frühen Stadien eine Art von Membrana pupillaris; Gefässe scheinen im Glaskörper bei Ammocoetes und bei Petromyzon niemals vorzukommen. Die Anordnung der Linsenfasern erfährt bei Petromyzon eine vollständige Aenderung (C. Kohl).

Die Augen aller **übrigen Fische** sind, mit wenigen Ausnahmen (Rochen, Welse, Aale), von beträchtlicher Grösse, und dies gilt namentlich von denjenigen der Selachier. Ihre Beweglichkeit ist nie bedeutend, und da die grosse Cornea sehr flach ist und der Linse fast direct aufliegt, so besitzt der Bulbus stets eine hemisphärische oder ellipsoide Gestalt, und die vordere Augenkammer wird in ihrer Ausdehnung sehr beschränkt. Im Uebrigen ist das Auge nach dem in der Einleitung entworfenen Grundplan gebaut, allein es sind dabei noch einige weitere Punkte zu berücksichtigen.

Die Linse ist, wie bei allen Wasserthieren, kugelig, und besitzt somit ein sehr grosses Brechungsvermögen. Sie füllt das Innere des Bulbus zum grössten Theil aus, sodass für den Glaskörper nicht viel Raum übrig bleibt. Sie ist, im Gegensatz zu den höheren Vertebraten, im Ruhezustand für das Sehen in die Nähe eingerichtet[1]).

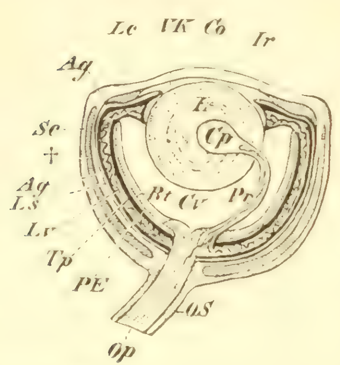


Fig. 229. Typus des Fischauges. *Op* Opticus, *OS* Opticusscheide, *Rt* Retina, *PE* Pigmentepithel, *Tp* Tapetum, *Lv* Lamina vasculosa, *Ag* Argentea, *Ls* Lamina suprachorioidea, *Sc* Sclera mit Knorpel- beziehungsweise Knocheneinlage (†), *Co* Cornea, *Ir* Iris, *Lc* Ligamentum ciliare, *VK* vordere Kammer, *L* Linse, *Cv* Corpus vitreum, *Pr* Processus falciformis, *Cp* Campanula Halleri.

Da nun an Stelle des Musculus ciliaris nur ein fibröses **Ligamentum ciliare** vorhanden ist, so wird die Accommodation des Fischauges durch einen anderen Apparat bewerkstelligt. Dieser besteht in einer von der Chorioidea ausgehenden Falte (**Processus falciformis**), welche sich von der Eintrittsstelle des Sehnerven an bis gegen den Aequator der Linse erstreckt, um sich hier mittelst einer knopfartigen Auftreibung (**Campanula Halleri**) zu inseriren.

Im Innern dieses Gebildes liegen Nerven, Gefässe und glatte Muskelfasern, und letztere vermögen durch ihre Contraction einen Einfluss auf die Linse im Sinne eines Accommodationsapparates auszuüben, d. h. sie nähern die Linse der Retina.

Nach aussen von der Chorioidea, dicht unter, d. h. einwärts von dem oben erwähnten suprachorioidealen Lymphraum, findet sich eine silber- oder grün-golden schimmernde Membran, die sogen. **Argentea.** Sie erstreckt sich entweder auf das ganze Augen-Innere (Teleostier) oder beschränkt sie sich auf die Iris (Selachier).

Eine zweite, metallisch glänzende Haut, das **Tapetum cellulosum s. lucidum**, liegt bei Selachiern auswärts von derjenigen Schicht der Chorioidea, welche man als Chorio-capillaris bezeichnet. Bei Teleostiern und Petromyzonten scheint kein Tapetum zu existiren[2]).

[1]) Das tief unter der Haut liegende, sehr kleine Auge des oben schon erwähnten blinden Fisches der Kentuckyhöhle (Amblyopsis spelaeus resp. Typhlichthys subterraneus) ist von einer knorpeligen Schutzkapsel umgeben und steht auf dem Standpunkt einer eben erst in Bildung begriffenen secundären Augenblase. Es existirt noch ein sehr weiter Raum als Rest der primären Augenhöhle. Augenmuskeln fehlen spurlos; die Linse wird durch einen kugeligen Zellhaufen dargestellt; die Retina ist ausserordentlich rudimentär, und Alles weist auf den beginnenden Zerfall des Organes hin (C. Kohl).

[2]) Die Argentea wie das Tapetum lucidum besteht aus einer Anhäufung

Die den Knochenfischen und gewissen Ganoiden (Amia) zukommende **Chorioidealdrüse** besteht aus einem von Arterien und Venen gebildeten Wundernetz, welches polsterartig neben der Eintrittsstelle des Sehnerven zwischen Argentea und Pigmentepithel der Retina eingeschoben ist, und welches somit in seiner Lage mit der Chorioidea übereinstimmt. Von einer „Drüse" ist somit keine Rede; die physiologische Bedeutung des Apparates ist aber nichts weniger als klar.

Bei Fischen und Amphibien ist der Sphincter pupillae pigmentirt, d. h. er besteht ausschliesslich aus concentrisch geschichteten, pigmentirten, glatten Muskelfasern. Das Pigment liegt in den Muskelelementen selbst und nicht etwa im intermusculären Bindegewebe. Auf Grund dieser Thatsache, unterstützt durch physiologische Versuche, lässt sich nachweisen, dass die contrahirende Wirkung des Lichtes bei den genannten Thierklassen auf einer Erregung beruht, welche das Licht auf die pigmentirten glatten Muskelfasern unter Vermittlung ihres Pigmentes geltend macht.

Während nun aber bei Fischen eine Reaction der Pupille auf Licht an dem gereizten Auge bald nur schwach, bald sehr stark hervortritt, fehlt eine consensuelle Pupillarreaction. Dasselbe gilt für Amphibien, Reptilien, Vögel und niedere Säuger, d. h. für alle Vertebraten, welche durch eine totale Kreuzung der Sehnervenfasern im Chiasma ausgezeichnet sind. Es muss sich also hier auch um vollständige Trennung sowohl der beiden pupillenverengernden Centren als auch der Reflexbahnen beider Augen überhaupt handeln. Ferner müssen die den Pupillarreflex auslösenden Fasern („Pupillarfasern") nicht nur in centripetaler, sondern auch in centrifugaler Richtung, also auf ihrem ganzen Wege total gekreuzt verlaufen. Der allmähliche Uebergang von der totalen zur partiellen Kreuzung im Chiasma N. opticorum vollzieht sich in der Weise, dass zunächst (in der Ordnung der Nager) nur die Sehfasern und erst in der Folge (von den Carnivoren an) Seh- und Pupillenfasern gleichmässig an der Partialkreuzung Theil nehmen (STEINACH).

Die Sclera ist häufig (Selachier, Sturionen) in grösster Ausdehnung verknorpelt, und nicht selten kommt es gegen den Cornealrand zu auch noch zur Verknöcherung. (Gilt auch für Teleostier.)

In diesen soliden Stützelementen der Fischsclera liegt ein Ersatzmittel für die mangelhaft gebildeten Orbitalwände, und vielleicht auch eine Schutzvorrichtung gegen die Bewegungen des Kiefergaumenapparates. Dass sie aber auch bei dem auf dem Fisch oft lastenden Druck einer ungeheuren Wassersäule für die Integrität des Augeninnern, wie vor Allem der Retina, schützend eintreten werden, ist sicher anzunehmen.

Der Bulbus ist fast immer von einem fettigen, gallertartigen, von bindegewebigen und elastischen Fasern durchzogenen Gewebe umgeben und steht an seiner hinteren Circumferenz bei Selachiern mit einem von der seitlichen Schädelwand entspringenden, schlanken Knorpelstab in eigenthümlicher Gelenkverbindung[1]).

zahlloser, irisirender Guaninkalk-Krystalle, ganz von derselben Art, wie sie auch in der äusseren Haut vorkommen, deren Glanz sie bedingen.

[1]) Bei jungen Pleuronectes liegen die Augen noch ganz symmetrisch zu beiden Seiten des Kopfes. Das eine wandert, wie A. AGASSIZ gezeigt hat, nicht, wie man früher (STEENSTRUP) annahm, von der rechten Seite durch den Schädel durch auf die linke, sondern es erreicht diese Lageveränderung mittelst einer Rotationsbewegung

Bezüglich der Gefässverhältnisse des Fischauges verweise ich auf die Untersuchungen von H. VIRCHOW und G. THILENNIUS, welch letzterer bei einer Anzahl von Cyprinoiden zwischen den Schenkeln der Chorioidealdrüse ein amphicentrisches Wundernetz nachgewiesen hat, welches in den Lauf der Art. hyaoloidea eingeschaltet ist.

Dipnoër.

Das Auge der **Dipnoër** bedarf einer erneuten Untersuchung; es ist sehr klein, besitzt eine dünne, z. Th. knorpelige Sclera[1]) (W. N. PARKER), eine rudimentäre Chorioidea und eine grosse kugelige Linse. Es entbehrt einer differenzirten Iris, eines Processus falciformis, einer Campanula Halleri (Amphibienähnlichkeit) und eines Ciliarkörpers. Vier gerade und zwei schiefe Augenmuskeln sind vorhanden; dagegen sind drüsige Organe nicht nachzuweisen.

Amphibien.

Die Augen der Amphibien und Reptilien besitzen durchschnittlich die geringste Grösse unter allen Vertebraten.

Wie bei Fischen, so enthält auch bei manchen Amphibien, und zwar sowohl bei Anuren als bei Urodelen, die Sclera hyalinknorpelige, häufig pigmentirte Elemente eingesprengt. Verknöcherungen sind bis jetzt nicht beobachtet.

Die Wölbung der Hornhaut ist kaum beträchtlicher, als bei Fischen, jedoch nähert sich die Gesammtform des Bulbus mehr einer Kugel. Die Pupille besitzt nicht immer eine runde Form, sondern ist da und dort, wie z. B. bei Bombinator igneus, dreieckig.

Der Chorioidea fehlt eine Argentea, ein Tapetum, eine Chorioidealdrüse, ein Processus falciformis sammt einer Campanula Halleri; sie zeichnet sich also den Fischen gegenüber durch ein negatives Verhalten aus. Der Glaskörper besitzt übrigens Gefässe, die der Campanula der Fische homolog sind.

Die goldschimmernde Iris des Frosches beruht auf rundlichen Zellen mit blassgelblich gefärbten Pigmentkügelchen, also nicht auf der Existenz von nadelförmigen Krystallen, wie wir solche in der Argentea der Fische constatiren konnten.

Nicht nur die Iris besitzt eine wohl ausgeprägte, glatte Muskulatur, sondern es ist auch zwischen Sclera und den Ciliarfortsätzen, also an der Stelle, wo wir bei Fischen ein bindegewebiges Ringband, resp. das Ciliarband, angetroffen haben, ein eigent-

um die Längsachse des Kopfes, und zwar unter gleichzeitiger Vorwärtsverschiebung gegen die Nase hin. Dabei kommt das betreffende Auge in eine Vorwärtsverlängerung der Rückenflosse oder, genauer, zwischen letztere und das Os frontale zu liegen. Letzteres wird dadurch in seiner Form modificirt, und die frühere rechte Orbita geht einem allmählichen Schwund entgegen. Es liegt auf der Hand, dass bei diesem Process der Sehnerv der rechten Seite, sowie die Augenmuskeln bedeutend in die Länge gezogen werden müssen, und dies findet statt unter Entwicklung eines sehr regen Gefässlebens an dieser Stelle.

[1]) Bei erwachsenen Exemplaren von Protopterus ist die Sclera ganz knorpelig, und die Chorioidea enthält Pigment, was bei jungen Thieren noch nicht der Fall ist.

licher, wenn auch nur schwacher Muskel mit Sicherheit nachgewiesen.

Was ich bei Fischen über das Verhältniss des Glaskörpers zur Linse sowie über die Form etc. der letzteren bemerkt habe, gilt fast wörtlich auch für die Amphibien. Ueberhaupt können wir constatiren, dass das Amphibienauge, abgesehen von gewissen negativen Charakteren, nach dem Typus des **Fischauges** gebaut ist, und dass es letzterem gegenüber in seiner Entwicklung keinen wesentlichen Fortschritt documentirt.

Der Strahlenkörper ist bei Anuren, wenn auch schmal, so doch deutlich entwickelt. Er besteht aus einem Kranze von zahlreichen, radiär gestellten Falten, welche auf die Hinterfläche der Iris übergehen und erst gegen den Pupillarrand zu verstreichen. Bei Urodelen zeigt sich das Corpus ciliare von dem Aussehen der Chorioidea nicht verschieden, es ist glatt wie dasjenige der Fische, und kann nur dadurch von der Chorioidea als besondere Zone unterschieden werden, dass es — und dies gilt in gleicher Weise für alle Wirbelthiere — des Retinaüberzuges entbehrt.

Das Auge des erwachsenen Proteus[1]), welches äusserlich nicht mehr so deutlich zu erkennen ist, wie bei jungen Thieren, besitzt einen Hautübergang, darunter aber eine richtige, aus parallelen Bündeln bestehende, fibröse Sclera, deren vordere, etwas verdickte Partie man kaum als Cornea bezeichnen kann, da es zu keiner richtigen Differenzirung kommt. Knorpelzellen lassen sich nachweisen, und letztere können sogar einen das hintere Drittel des Bulbus umschliessenden Knorpelbecher mit einer grösseren Oeffnung für den Opticus erzeugen. Nebenher besteht aber auch in dieser Bulbuspartie das fibröse Gewebe, welches jenen Knorpelbecher von aussen her umschliesst, fort. Zwischen der Pigmentschicht der Chorioidea und dem Pigmentepithel finden sich zahlreiche feine Blutgefässe.

Eine eigentliche Iris fehlt. Der Glaskörper ist räumlich nur gering entwickelt. Eine ausgebildete Stäbchen- und Zapfenschicht kommt nicht mehr zur Ausbildung, wenn auch da und dort vollkommen entwickelte Zapfen vorkommen. Im Uebrigen ist die in ihrer Gesammtstärke sehr schwankende Retina in allen ihren Schichten deutlich entwickelt. Es existiren sechs typisch entwickelte Augenmuskeln (Kohl).

Bei Menobranchus und Proteus schliesst sich nach den Mittheilungen von Osborn das Lumen des Opticusstieles überhaupt nie, sondern bleibt zeitlebens offen. Es persistiren hier also wie bei Myxinoiden embryonale Verhältnisse, und es ist bei diesen Thieren die Anpassung an eine lichtscheue Lebensweise als eine phylogenetisch ältere Erscheinung aufzufassen, als bei den Gymnophionen. Hier, wo der in der Larvenperiode bereits solid gewordene Sehnerv eine ansehnliche Dicke hat, und wo er offenbar vorübergehend wenigstens fungiren kann, tritt die bis zu einem dünnen Fädchen fortschreitende Degeneration erst mit dem Ablauf der Larvenperiode ein (R. Burckhard)[2]).

[1]) Bei der Larve des Proteus ist eine Linsenanlage deutlich nachzuweisen (vergl. meinen Aufsatz „Beitr. zur Entwicklungsgeschichte des Proteus anguineus.“ Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV, Taf. VII, Fig. 18 bei *L*). Die Zeit ihrer Rückbildung ist eine bei verschiedenen Thieren verschiedene.

[2]) Bezüglich des Gymnophionen-Auges verweise ich auf meine Monographie

Reptilien und Vögel.

Bei Sauropsiden erreicht der Bulbus oculi — und dies gilt namentlich für die Vögel — eine im Verhältniss zum Kopf viel gewaltigere Grössenausdehnung als bei Amphibien. Die Sclera ist zum grossen Theil, zumal in ihrem hinteren Abschnitt (Saurier, Eidechsen, Schildkröten, Crocodile), knorpelig und besitzt in ihrem vorderen Abschnitt bei Sauriern, Scinken und Cheloniern einen Ring von zierlichen Knochenplättchen. Dieser ist ebenso bei sehr vielen fossilen Amphibien und Reptilien nachgewiesen und hat sich auch auf die Vögel vererbt (Fig. 230, 231 †); bei letzteren aber finden sich häufig ausserdem noch hufeisen- oder ringförmige Knochenbildungen in der Umgebung des Opticuseintrittes.



Fig. 230.

Fig. 230. Scleral-Knochenring von Lacerta muralis.

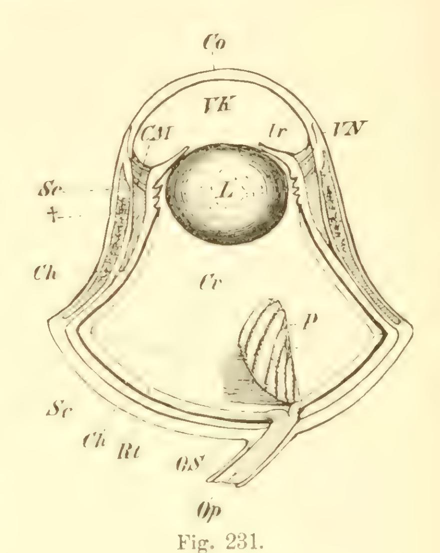


Fig. 231.

Fig. 231. Auge eines Nachtraubvogels. *Rt* Retina, *Ch* Chorioidea, *Sc* Sclera mit Knocheneinlage bei †, *CM* Ciliarmuskel, *Co* Cornea, *VN* Verbindungsnaht zwischen Sclera und Cornea, *Ir* Iris, *VK* Vordere Kammer, *L* Linse, *Cv* Corpus vitreum, *P* Pecten, *OP*, *OS* Opticus und Opticusscheide. Die zwischen der grössten Breite des Bulbus gezogene punktirte Linie zerfällt denselben in ein vorderes und hinteres Segment.

Der Antheil, den die Cornea am Aufbau des Auges nimmt, ist am grössten bei Schlangen und Crocodilen, geringer bei den Eidechsen und am kleinsten bei Schildkröten. Der Uebergang in die Sclera ist durch Pigmentzellen bezeichnet.

Der Canalis Schlemmii ist bei Crocodilen am weitesten; daran schliessen sich die Schlangen. Er fehlt ganz bei Sauriern und Cheloniern, doch findet sich bei diesen an der betr. Stelle ein Plexus venosus (Kopsch).

Während der Bulbus der Reptilien im Allgemeinen rundlich ist, erscheint er bei Vögeln — und dies gilt vor Allem für Nachtraubvögel, viel weniger für Wasservögel — fernrohrartig in die Länge gestreckt und in zwei Portionen, eine vordere grössere und eine hintere kleine, scharf abgeknickt (Fig. 231). Erstere wird nach vorne zu

---

der Gymnophionen sowie auf das Werk von C. Kohl. Hier sei nur bemerkt, dass es alle, das Wirbelthierauge im Allgemeinen charakterisirenden, Bestandtheile in typischer Ausbildung besitzt. Es handelt sich also noch um keine so weit fortgeschrittene Rückbildung wie bei Myxine, Amblyopsis und Proteus.

durch die ausserordentlich stark gewölbte Cornea (*Co*) abgeschlossen und beherbergt eine sehr geräumige vordere Augenkammer (*VK*), sowie einen sehr complicirten, in mehrere Portionen zerfallenden, quergestreiften Musculus ciliaris (CRAMPTON'scher Muskel). Auch bei Reptilien ist er quergestreift und, wenn auch nicht in dem excessiven Grade wie bei Vögeln, so doch immerhin gut entwickelt, zumal bei Schildkröten.

Seine Fasern verlaufen meridional, bei einigen aber, wie z. B. bei Lacerta und Testudo, circulär (KOPSCH).

Während sich bei Reptilien (bei Lacertiliern und Scinken z. B.) noch ein Tapetum entwickeln kann, ist dies mit der Argentea und der Chorioidealdrüse nie mehr der Fall, und auch den Vögeln fehlen alle diese Gebilde. Dagegen findet sich bei den meisten Reptilien und Vögeln eine dem Processus falciformis des Fischauges homologe Bildung, nämlich der sogen. **Fächer** oder **Kamm**. Bei Hatteria und Cheloniern gar nicht vorhanden, erreicht er auch bei den übrigen Reptilien keine sehr kräftige Entwicklung, wohl aber ist dies bei Vögeln der Fall (Fig. 231 *P*). Hier kann er sich von der Eintrittsstelle des Opticus nach vorne bis zur Linsenkapsel erstrecken, oder endigt er, was viel häufiger zu beobachten ist, schon früher. Er ist bei Vögeln[1]) stets mehr oder weniger stark gefaltet, besteht seiner Hauptmasse nach aus dicht verfilzten Capillarschlingen und scheint bei allen Sauropsiden in wichtigen Beziehungen zur Ernährung des Augenkerns und der Retina zu stehen. Mit der Accommodation hat er Nichts zu schaffen.

Die bei allen Reptilien und Vögeln von einer quergestreiften Muskulatur regierte und deshalb auf Lichteindrücke blitzartig schnell reagirende Iris zeigt oft eine sehr lebhafte Färbung, und dies beruht auf der Anwesenheit nicht nur von Pigment, sondern auch von bunten Fetttropfen[2]).

Die Pupille ist in der Regel rundlich, doch kann sie auch eine senkrechte Spalte darstellen, wie z. B. bei manchen Reptilien und bei Eulen.

Aehnlichen Verhältnissen sind wir auch schon bei Fischen und Amphibien begegnet, und ich will gleich hinzufügen, dass auch bei Säugethieren die Pupille durchaus nicht immer rund ist. So hat sie z. B. bei Hufthieren, gewissen Beutelthieren, Cetaceen u. a. eine querovale Form oder stellt sie eine senkrechte Spalte dar (Felinen).

Ueber das rudimentäre Auge von Typhlops vermicularis und braminus vgl. C. KOHL.

Säuger.

Bei Säugern, und zwar am vollständigsten bei Primaten, wird der Bulbus in der Regel vollständiger von der knöchernen Orbitalkapsel umhüllt, als bei den meisten übrigen Vertebraten, und darin mag z. Th. der Grund dafür zu suchen sein, dass sich im Bereich der

[1]) Bei Apteryx ist nur in der Embryonalzeit ein Kamm vorhanden, später bildet er sich zurück.

[2]) Die Schichtung der Iris bei Reptilien ist meist so, dass die Blutgefässe vorne, der Sphincter in der Mitte, der Dilatator ganz hinten gelegen ist. Der Sphincter ist bei den einheimischen Eidechsen, Schlangen und Schildkröten ausserordentlich stark entwickelt. Glatte Muskeln sind nirgends im Reptilienauge zu finden.

Sclera keine knorpeligen und knöchernen Theile mehr entwickeln, sondern dass dieselbe nur fibröser Natur ist. Die einzige Ausnahme machen die Monotremen.

Die Cornea zeigt mit Ausnahme der wasserbewohnenden Säuger, bei welchen sie flach ist, eine ziemlich gute Wölbung, und der ganze Bulbus ist von mehr oder weniger rundlicher Gestalt.

Ein entweder aus Zellen oder aus Fasern bestehendes Tapetum (T. cellulosum et fibrosum) existirt in der Chorioidea zahlreicher Säugethiere und erzeugt (durch Interferenz-Erscheinungen) die im Dunkeln „leuchtenden Augen" (Carnivoren, Robben, Wiederkäuer, Einhufer etc.).

Gewisse, einem Processus falciformis resp. einem Pecten homologe Bildungen treten bei Säugethieren nur in der Fötalzeit auf, doch kann hier nicht näher darauf eingegangen werden.

Der Ciliarmuskel besteht nur aus glatten Elementen und bewirkt eine Accommodation des Auges für die Nähe (vergl. oben das Fischauge). Es ist also bei Säugethieren die Linse in ihrer Ruhelage für die Ferne eingestellt.

Die Linse ist an ihrer vorderen Fläche weniger stark gewölbt, als an ihrer hinteren, mit welcher sie in die sogen. Fossa patellaris des Glaskörpers eingelassen ist.

Abgesehen vom Pigment hängt die Farbe der Iris und Pupille auch von der Dichtigkeit der Iris und Sclera, von dem Blutgehalt der ersteren, sowie von der wechselnden Beleuchtung ab.

Der Bulbus oculi des Maulwurfs scheint sowohl in der Richtung der Augenachse wie auch in derjenigen der Sehachse starken Grösseschwankungan zu unterliegen. Dasselbe gilt für die Dickenverhältnisse des Opticus und der Retina; auch sind Stäbchen und Zapfen bei verschiedenen Exemplaren verschieden zahlreich und sind auch in ihrer Vertheilung sehr schwankend. Im Uebrigen weicht die Retina von dem gewöhnlichen Bau principiell nicht ab. Die Blutgefässe des Glaskörpers sind zahlreich, liegen zuweilen der Linse dicht an, und besitzen mitunter ein recht starkes Kaliber. Auch die Linse unterliegt mannigfachen Form- und Grösseschwankungen; sie baut sich in der Regel aus Zellen und Fasern auf, doch scheint sie in seltenen Fällen auch nur, oder doch überwiegend, aus Zellen bestehen zu können.

Es handelt sich also im Auge des Maulwurfes um Beibehaltung gewisser embryonaler Charaktere, oder kann man vielleicht die betreffenden Merkmale richtiger auf den Umstand zurückführen, dass das Auge, weil für dieses Thier ohne Bedeutung, ähnlich wie bei Proteus und anderen nächtlichen Thieren, sozusagen ins Schwanken gerathen ist (C. Kohl).

Von grosser Wichtigkeit für die Physiologie des Auges aller Wirbelthiere sind die von Schwalbe nachgewiesenen Lymphräume, wie z. B. der zwischen Sclera und Chorioidea liegende Perichorioidealraum, der dem Subdural- und Subarachnoidealraum des Centralnervensystems entsprechende Intervaginalraum des Opticus und die vordere Augenkammer. Auch an der äusseren Peripherie des Bulbus erstreckt sich ein grosser Lymphraum, welcher, wie alle übrigen, mit dem Arachnoidealraum des Gehirns in offener Verbindung steht.

Retina.

Der rechtwinklig oder unter einem spitzen[1]) Winkel in den Bulbus einstrahlende Sehnerv erfährt an der Stelle seines Eintrittes eine Einschnürung, erzeugt ein Chiasma und löst sich dann in die lichtpercipirenden Elemente der Retina auf. Letztere muss also in der Umgebung des in der Physiologie als blinder oder MARIOTTE'scher Fleck bekannten Nerveneintrittes die grösste Dicke besitzen und nach vorne gegen das Corpus ciliare zu allmählich an Stärke abnehmen, bis sie schliesslich gegen den Irisursprung hin nur noch aus einer einfachen Zellenlage besteht.

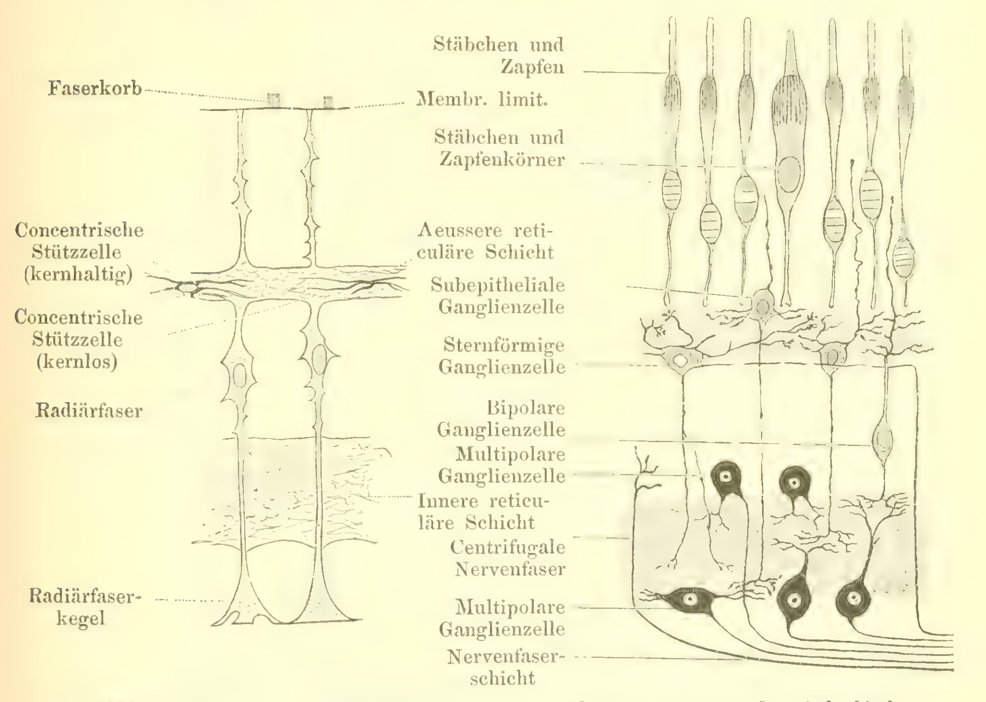


Fig. 232. Schema, links Stützelemente, rechts nervöse und epitheliale Elemente der Netzhaut. Nach PH. STÖHR.

Nach aussen von der Netzhautschicht, die später als äussere Körnerschicht aufgezählt werden wird, liegt eine structurlose helle Haut, die Limitans externa. Das, was man früher als Limitans interna auffasste, gehört, streng genommen, zum Glaskörper und ist nichts Anderes als die Membrana hyaloidea desselben.

Die in frischem Zustande vollkommen durchsichtige Netzhaut besteht aus zwei, histologisch und physiologisch verschiedenen Substanzen, nämlich aus einer Stütz- und einer nervösen Substanz. Erstere, das sogen. Fulcrum, welches sich zwischen der Limitans interna und externa wie zwischen zwei Rahmen ausspannt, geht aus der ursprünglich epithelialen Anlage hervor.

[1]) Die excentrische Insertion der Sehnerven in die Retina ist aus der schrägen Anfangsstellung der Augenblase abzuleiten.

Die nervösen Elemente bilden sich aus Neuroblasten und zerfallen, mit Zugrundelegung der SCHWALBE'schen Eintheilung, in folgende, concentrisch angeordnete Schichten:

I. Inneres Blatt der secundären Augenblase.

A. Gehirnschicht.

1) Nervenfaserschicht (Schicht der Opticusfasern).
2) Ganglienzellenschicht.
3) Innere reticuläre Schicht.
4) Körnerschicht (innere Körnerschicht vieler Autoren).
5) Aeussere reticuläre oder subepitheliale Schicht.

B. Epithelschicht.

6) Schicht der Sehzellen (äussere Körnerschicht mit den Stäbchen und Zapfen).

II. Aeusseres Blatt der secundären Augenblase.

7) Pigmentepithel (Epithel der Retina).

Diese Schichten sind so angeordnet, dass die Nervenfaserschicht zunächst dem Glaskörper, d. h. zu innerst, die Stäbchenzapfenschicht aber zunächst der Chorioidea, also am meisten nach aussen liegt.

Somit liegen im Wirbelthierauge die letzten Endglieder der Neuro-Epithelien, worunter man die Stäbchen und Zapfen, sowie die äussere Körnerschicht versteht, nach aussen, d. h. den einfallenden Lichtstrahlen geradezu abgewandt. Letztere müssen also, bis sie zu ihnen gelangen, sämmtliche nach innen von ihnen gelegenen Retinalschichten durchsetzen, was aber keine Schwierigkeit hat, da die gesammte Retina in lebendem Zustande, wie oben bemerkt, eine helle, durchsichtige Beschaffenheit hat.

Die Schichtung der Retina ist bei allen Vertebraten dieselbe, wenn auch bezüglich der Entwicklung der einzelnen Lagen, so vor Allem der Stäbchenzapfenschicht, sehr bedeutende Schwankungen vorkommen. Dieselben erstrecken sich sowohl auf die Grösse als auf die Zahl, doch lässt sich im Allgemeinen behaupten, dass die Dicke der Stäbchenzapfenschicht in umgekehrter Proportion steht zu derjenigen der äusseren Körnerschicht.

Fische[1]) besitzen die absolut längsten Stäbchen, sodass hier die Dicke der Stäbchenschicht ein Drittel, ja sogar in seltenen Fällen die Hälfte der ganzen übrigen Netzhaut betragen kann. Bei Säugern macht sie etwa den vierten Theil aus, und ähnlich verhält es sich auch bei Vögeln.

Die dicksten Stäbchen (die Zapfen sind viel kleiner) besitzen Frösche und Salamander, vor Allem die Spelerpesarten, sodass auf dem Raum eines Quadrat-Millimeters nur etwa 30 000 Stäbchen Platz haben, während der Mensch auf demselben Raum deren 250 000—1 000 000 besitzt. Die Vögel halten darin etwa die Mitte (LEUCKART).

[1]) Eine sehr genaue Beschreibung der manche Besonderheiten darbietenden Retina von Petromyzon gab P. BUJOR (vergl. das „Verzeichniss wichtiger, auf einzelne Thiere und Thiergruppen sich erstreckenden Arbeiten" etc.) und C. KOHL.

Während bei Fischen die (phyletisch älteren) Stäbchen den Zapfen gegenüber weitaus vorschlagen, ist bei den Reptilien und Vögeln gerade das umgekehrte Verhalten zu beobachten. Dazu kommt, dass sich die Zapfen mancher Reptilien, aller Vögel und der Beutelthiere durch bunt gefärbte Oeltropfen auszeichnen.

In der Netzhaut aller Wirbelthiere existirt eine in besonderer Weise organisirte Stelle des schärfsten Sehens. Es ist dies die in der Mitte des hinteren Augensegmentes liegende Fovea centralis oder Macula lutea. Sie beruht auf der Verdünnung sämmtlicher, unter der Stäbchenzapfenschicht liegender Retinaschichten, ja es schwinden sogar auch die Stäbchen, und nur die Zapfen persistiren (Fig. 228 *Fo*).

Hilfsorgane des Auges.

a) Augenmuskeln.

Der Bewegung des Bulbus oculi stehen im Allgemeinen sechs Muskeln vor, die, ihrem Verlauf entsprechend, in vier gerade (M. rectus superior, inferior, externus, internus) und zwei schiefe (M. obliquus superior und inferior) zerfallen. Erstere, welche im Hintergrunde der Orbita, und zwar in der Regel von der Duralscheide des N. opticus entspringen, beschreiben zusammen einen pyramidalen Hohlraum, dessen Spitze hinten im Augengrund, dessen basale Öffnung dagegen in der Aequatorialebene des Augapfels, d. h. an ihrer Insertionsstelle an der Sclera, gelegen ist.

Die beiden schiefen Augenmuskeln entspringen gewöhnlich nahe übereinander an der inneren, d. h. nasalen Seite der Orbita, und indem sie von hier aus den Bulbus dorsal- und ventralwärts in äquatorialer Richtung umgreifen, stellen sie gewissermassen ein musculöses Ringband desselben dar.

Eine Abweichung von diesem Verhalten zeigen die Säuger, insofern bei ihnen der obere schiefe Augenmuskel tief im Augenhintergrunde entspringt, dann in der Längsachse der Orbita nach vorne gegen den inneren (vorderen) Augenwinkel verläuft, wo er sehnig wird und durch eine faserknorpelige Rolle (Trochlea) tritt, welche an dem durch das Stirnbein gebildeten, oberen Augenhöhlenrand festgewachsen ist. (Daher der Name Musculus trochlearis). Erst von dieser Stelle an wechselt der Muskel seine Richtung und lenkt in querem Lauf zum Bulbus ab.

Ausser diesen sechs Muskeln existiren häufig noch andere Augenmuskeln, wie vor Allem der Levator palpebrae superioris, sowie der Depressor palpebrae inferioris. Ferner ist noch zu erwähnen der Retractor bulbi (am stärksten bei Hufthieren), der M. quadratus und pyramidalis. Die beiden letztgenannten stehen im Dienste der sogen. Nickhaut und finden sich bei Reptilien und Vögeln. Alle drei aber werden vom N. abducens versorgt. Bezüglich der Innervation der geraden und schiefen Augenmuskeln verweise ich auf das Capitel über die Hirnnerven.

b) Augenlider (Palpebrae).

Die als Schutzorgane dienenden Augenlider finden sich bei wasserbewohnenden Thieren, vor Allem bei Fischen, nur in rudimentärer Form, und zwar als kreis- oder halbkreisförmige, starre

Hautfalten oder -Lappen, welche das Auge an seiner oberen und unteren Circumferenz von seiner Umgebung mehr oder weniger scharf abgrenzen.

Auch die Augenlider der Dipnoër, Amphibien, Reptilien und Vögel sind in der Regel von der umgebenden Haut noch nicht scharf differenzirt und stehen, indem sie keiner oder einer nur sehr geringen Bewegung fähig sind, überhaupt noch auf niederer Entwicklungsstufe. Dies gilt in erster Linie für das, zuweilen (Lacertilier, Scinke, Vögel) von Hautknochen oder Faserknorpel gestützte, obere Augenlid.

Auf ihrer Rückseite sind die Augenlider aller Vertebraten von der Bindehaut des Auges, d. h. von der in die Kategorie der Schleimhäute gehörigen Conjunctiva überkleidet. Indem sie sich auf den Bulbus hinüberschlägt, erzeugt sie den sogenannten Fornix conjunctivae[1]).

Bei Säugethieren (Fig. 233) besitzen die durch deutliche Falten von der übrigen Haut abgesetzten Lider eine grosse Beweglichkeit und sind an ihrem freien Rand mit Haaren (Cilien) besetzt.

In ihrem Innern entwickelt sich eine fibröse, harte Einlage, der sogenannte Lidknorpel (Tarsus). Sie stehen unter der Herrschaft eines Schliessmuskels, der in ringförmiger Anordnung die ganze Lidspalte umzieht, sowie eines Hebemuskels (Levator) für das obere Augenlid. Dazu kommt noch bei Sauropsiden und manchen Säugern (z. B. bei Hufthieren) ein Niederzieher (Depressor) des unteren Augenlides.

Der Mangel oder die geringe Entwicklung des oberen und unteren Augenlides bei allen unter den Säugern stehenden Vertebraten wird durch das Auftreten der sogen. **Nickhaut (Membrana nictitans)** bis zu einem gewissen Grade wenigstens compensirt. Diese stellt gewissermassen ein drittes Augenlid dar, hat aber, im Gegensatz zu den oben betrachteten Augenlidern, mit der äusseren Haut Nichts zu schaffen, sondern stellt nur eine Duplicatur der Conjunctiva vor und steht, wie oben schon erwähnt, unter der Herrschaft eines besonderen Muskelapparates.

Spurweise schon bei manchen Selachiern vorhanden, liegt die häufig einen Knorpel einschliessende Nickhaut hinter dem unteren Augenlid oder auch mehr dem vorderen (inneren) Augenwinkel genähert (Reptilien). Ersteres gilt z. B. für Anuren und Vögel, wo sie eine so stattliche Ausbildung erfährt, dass sie die ganze freiliegende Bulbusfläche zu überspannen im Stande ist. Bei Säugethieren liegt sie stets im vorderen (inneren) Augenwinkel und erscheint bei Primaten auf eine kleine halbmondförmige Falte (Plica semilunaris) reducirt, d. h. sie figurirt hier in der Reihe der rudimentären Organe.

c) Drüsen.

Die Drüsen zerfallen in drei Abtheilungen: 1) die **Thränendrüse** (Glandula lacrimalis), 2) die **Harder**'sche bezw. **Nickhautdrüse** (Glandula Harderiana) und 3) die **Meibom**'schen **Drüsen**.

---

[1]) Bei Schlangen und Ascalaboten verwächst das untere Augenlid mit dem oberen zu einer vor dem Auge liegenden durchsichtigen Haut („Brille“), welche bei der Häutung des Thieres mit abgestossen und immer wieder erneuert wird.

Bei Fischen und Dipnoërn[1]) scheint das äussere Medium dieser Aufgabe in ausreichendem Masse zu genügen, allein schon bei dem Versuch der Wirbelthiere, das Leben im Wasser mit einem terrestrischen zu vertauschen, war auch der erste Anstoss für die Entwicklung von secretorischen Apparaten im Bereiche des Auges gegeben.

So sehen wir schon bei Urodelen[2]) ein der ganzen Länge des unteren Augenlides folgendes, vom Conjunctivalepithel aus sich bildendes Drüsenorgan auftreten, und indem letzteres in der Gegend des vorderen und hinteren Augenwinkels an Ausdehnung gewinnt und die ursprüngliche Verbindungsbrücke zwischen beiden allmählich schwindet, gehen bei

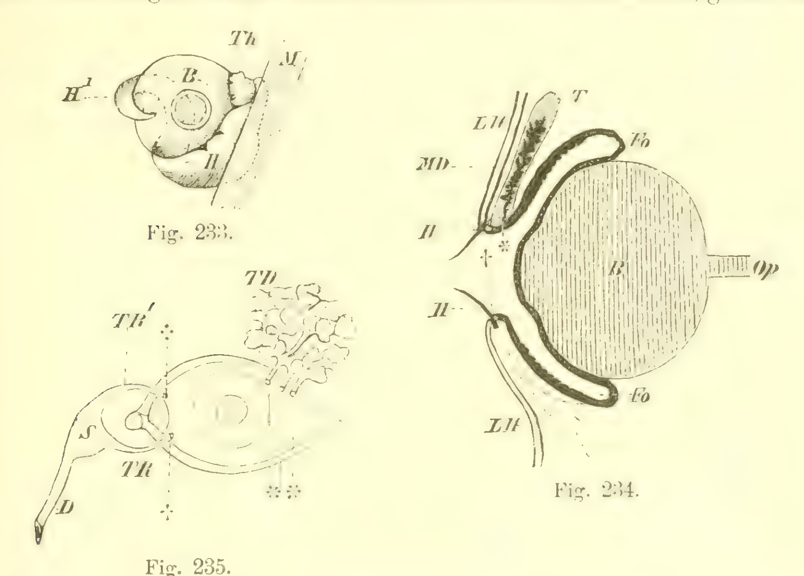


Fig. 233. Harder'sche Drüse (H, H^1) und Thränendrüse (*Th*) von Anguis fragilis. *M* Kaumuskeln, *B* Bulbus oculi.

Fig. 234. Senkrechter Durchschnitt durch das Säugethierauge, schematische Darstellung. *Op* N. opticus, *B* Bulbus oculi, *Fo*, *Fo* Fornix Conjunctivae, *LH*, *LH* äussere Haut der Augenlider, welche sich am freien Lidrand bei † in die Conjunctiva umschlägt, *T* Tarsus mit eingelagerter Meibom'scher Drüse (*MD*), welche bei * ausmündet. *H*, *H* Wimperhaare.

Fig. 235. Schematische Darstellung des Thränenapparates eines Säugethiers. *TD* Thränendrüse, in mehrere Portionen zerfallen, ** Ausführungsgänge derselben, †† Puncta lacrimalia, *TR*, TR^1 Thränenröhrchen, *S* Thränensack, *D* Ductus naso-lacrimalis.

Reptilien zwei Drüsen daraus hervor, wovon sich jede in ganz bestimmter histologisch-physiologischer Richtung weiter differenzirt. Aus der einen wird die stets am vorderen (inneren) Augenwinkel liegende, den Bulbus median- und ventralwärts mehr oder weniger weit umgreifende **Harder**'sche-, aus der anderen wird die **Thränendrüse** (Fig. 233

[1]) Während des Sommerschlafes von Protopterus genügt offenbar das von den Becherzellen der Haut gelieferte Secret für die Anfeuchtung der von der übrigen Haut nicht differenzirten Cornea. Jedenfalls sind, wie schon oben erwähnt, keine Augendrüsen vorhanden.

[2]) Ueber die Thränenröhrchen und den Thränennasengang der Gymnophionen vergl. das Geruchsorgan.

HH[1], *Th*). Letztere[1]) behält ihre ursprüngliche Lage am hinteren Augenwinkel zeitlebens bei, ja bleibt sogar noch bis zu den Vögeln hinauf im Bereiche des unteren Augenlides und zugleich im Gebiet des II. Trigeminus liegen. Bei den Säugern macht sich bei ihr mehr und mehr das Bestreben geltend, in mehrere Portionen zu zerfallen und in den Bereich des oberen Augenlides einzurücken, sodass hier die Ausführungsgänge (Fig. 235**) in den oberen Conjunctivalsack ausmünden. Gleichwohl finden sich auch hier noch bis zu den Primaten hinauf mehr oder weniger Ausmündungsstellen im unteren Conjunctivalsack und weisen so auf die ursprüngliche Lage der Thränendrüse zurück (Sardemann).

Das Secret ergiesst sich in der Regel durch mehrere Oeffnungen in den Conjunctivalsack[2]) und würde sich hier ansammeln, wenn es nicht durch den Lidschlag in der Richtung gegen den inneren Augenwinkel fortgeschafft würde. Dort, dicht vor der Caruncula lacrimalis, am Rande des oberen und unteren Augenlides, liegen die oft auf kleinen Papillen sitzenden Puncta lacrimalia, welche hie und da, wie z. B. bei Nagern, Sauriern und Vögeln, schlitzartig gespalten sein können. Von diesen erstrecken sich quer gegen die Nasenwurzel herüber kurze Gänge, welche in den sogenannten Thränensack einmünden (Fig. 235 *TR*, *TR*, *S*)[3]).

Von hier aus gelangt dann die Thränenflüssigkeit in den schon beim Geruchsorgan in genetischer und anatomischer Beziehung ausführlich geschilderten Ductus naso-lacrimalis (Fig. 235 *D*), welcher bei Säugern unter der Concha inferior in die Nasenhöhle mündet.

Während die Harder'sche Drüse der Reptilien und Vögel in der Regel einen einheitlichen, durch weite Lumina und cubische Epithelien charakterisirten Bau aufweist, kann man nach Peters, Löwenthal u. A. an demselben Organ gewisser Säuger (Kaninchen, Rind, Schwein u. a.) zwei verschiedene, durch weissliche resp. röthliche Farbe und zuweilen auch durch Bindegewebe scharf voneinander abgegrenzte, histologisch differente Parthieen unterscheiden. Es handelt sich hier um zwei anatomisch verschiedene Drüsen, und es ist nothwendig, in diesem Fall zwischen der eigentlichen Harder'schen und der in der Tiefe des dritten Augenlides selbst gelegenen Drüse — der Nickhautdrüse im beschränkten Sinne des Wortes — zu unterscheiden, denn je nach den Gattungen sind bald nur die Harder'sche, bald nur die Nickhautdrüse, bald aber beide zugleich vertreten. In wechselnden Beziehungen zu diesen zwei verschiedenen Parthieen des Drüsenorganes finden sich bei den genannten Säugern auch noch drüsige Elemente, welche in ihrem histologischen Bau mit der Glandula lacrimalis übereinstimmen.

---

[1]) Eine Thränendrüse besteht nicht bei Crocodilen und ist auch in der Ontogenese hier nicht nachweisbar. Ein Thränennasengang ist bei Crocodilembryonen deutlich ausgeprägt und entsteht ganz wie bei den übrigen Vertebraten (A. Meek).

[2]) Bei Schlangen mündet die Harder'sche Drüse in das Augenende des Thränenganges und sendet ihr Secret durch diesen Gang, der jede Beziehung zur Nasenhöhle verloren und secundäre Umbildungen erfahren hat und direct in den Rachen mündet, in die Mundhöhle (G. Born). Aehnlich liegen nach C. Kohl z. B. die Verhältnisse bei Typhlops vermicularis, wo die Harder'sche Drüse eine ausserordentlich starke Volumszunahme erfährt.

[3]) Von geradezu monströser Entwicklung sind die Thränendrüsen der Seeschildkröten (Chelonia). Sie besitzen nur einen einzigen weiten, auf der Innenfläche der temporalen Hälfte des oberen Lides mündenden Ausführungsgang.

Somit liegen hier drei verschiedene Drüsen eng an- und durcheinander.

Bei Affen soll eine echte HARDER'sche Drüse fehlen, da die in der Nickhaut entwickelte Drüse die Structur der Thränendrüse besitzt.

Eine wohl differenzirte HARDER'sche Drüse findet sich von den ungeschwänzten Amphibien an in guter Entwicklung durch die ganze Thierreihe hindurch bis zu den Säugethieren hinauf.

Bei Affen, wie bei dem Menschen (Negerstämme des centralen Africa's, seltener Kaukasier) finden sich im Bereich der Nickhaut noch Knorpelspuren[1]). Ebendaselbst (Caruncula lacrimalis) begegnet man drüsigen Gebilden, die ihrem Bau nach die grösste Aehnlichkeit mit den Thränendrüsen aufweisen. Mit Schweissdrüsen und MOLL'schen Drüsen haben sie nichts zu schaffen, sind dagegen der „Nickhautdrüse" sensu strictiori, im Sinne von A. PETERS, zuzurechnen. Ausser diesen Drüsenelementen finden sich im Bereich der Caruncula lacrimalis der Primaten noch Talgdrüsen und eine feine Behaarung.

Die zu der Gruppe der Talgdrüsen gehörenden **Meibom'schen Drüsen** sind auf die Säugethiere beschränkt und liegen hier als baumförmig verästelte Schläuche oder traubenförmige Massen in die Substanz des oberen Augenlides eingebettet. Sie münden am freien Lidrand aus und produciren ein fettiges Secret. Endlich wären noch die MOLL'schen Drüsen zu erwähnen.

Bei Cetaceen[2]) sind nicht nur die MEIBOM'schen Drüsen, sondern auch die Thränendrüse sammt Thränenpunkten und Thränenröhrchen vollkommen verschwunden und auch die Nickhaut ist rudimentär. Eine HARDER'sche Drüse ist vorhanden, und dazu kommt noch ein mächtiges, unter der Conjunctiva palpebralis liegendes Drüsenstratum („Conjunctivaldrüsen").

Bei Phoca und Hippopotamus ist die Thränendrüse stark rückgebildet. Thränenleitende Wege fehlen gänzlich, und ähnlich verhält es sich bei Lutra vulgaris.

Alle diese Rückbildungen sind unter dem Einfluss des Wasserlebens entstanden zu denken.

Gehörorgan.

Ich habe schon bei der Betrachtung der Neuro-Epithelien des Geschmacks- und Geruchsorganes auf gewisse Beziehungen zu den Hautsinnesorganen der Fische und Amphibien hingewiesen[3]). Daran

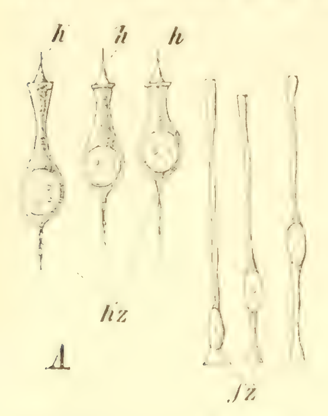
---

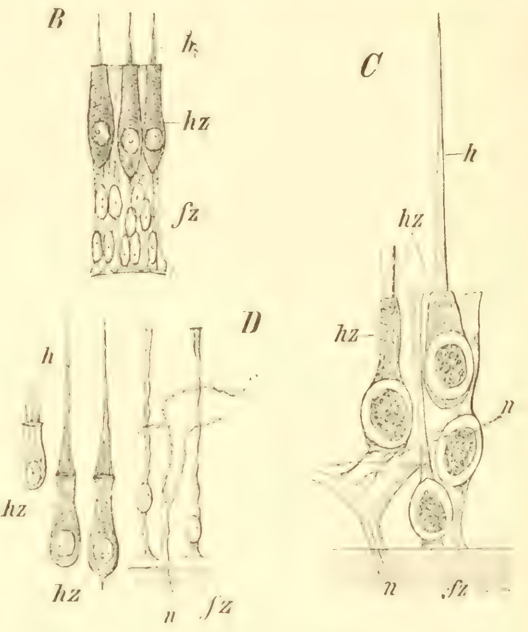
[1]) Unter 16, der reinen Negerrasse angehörigen Individuen fand sich in 12 Fällen ein Knorpel in der Plica semilunaris.

[2]) Allein bei Manis javanica (allen Manidae?) unter allen Landsäugethieren fehlen die Liddrüsen vollständig. Die Glandula Harderiana und lacrimalis sind bei Manis javanica gut ausgebildet (M. WEBER).

[3]) Auf Grund der phylogenetischen Entstehung des Gehörorganes aus Hautsinnesorganen ist man auch zu der Annahme berechtigt, dass die physiologische Leistung desselben ursprünglich derjenigen der Hautsinnesorgane ähnlich gewesen sein muss. Mit der feineren Differenzirung, namentlich desjenigen Abschnittes, den wir später als Cochlea kennen lernen werden, erhob sich dann das Organ auf eine physiologisch höhere Stufe (vergl. hierüber das umfassende Werk von HOWARD AYERS, woselbst die Parallelisirung des Gehörorganes mit den Hautsinnesorganen im Einzelnen durchgeführt ist).

ist nun auch beim Gehörorgan wieder zu erinnern, denn hier wie dort handelt es sich um eine Entstehung des Sinnesepithels vom Integument, d. h. vom Ektoderm her[1]). Dieses senkt sich[2]) in der Gegend des primitiven Hinterhirns jederseits in die Tiefe und schnürt sich später in Form eines Bläschens von der Oberfläche ab. Das auskleidende Epithel differenzirt sich in die uns längst bekannten länglichen Sinneszellen (Haarzellen) und die indifferenten bandartigen Stützzellen. Erstere stehen mit Nerven in Verbindung und tragen an ihrem freien Ende einen Haarbesatz. Dass das betr. Nervenende die Sinneszelle nur körbchenartig





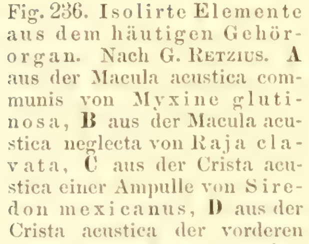


Fig. 236. Isolirte Elemente aus dem häutigen Gehörorgan. Nach G. Retzius. A aus der Macula acustica communis von Myxine glutinosa, B aus der Macula acustica neglecta von Raja clavata, C aus der Crista acustica einer Ampulle von Siredon mexicanus, D aus der Crista acustica der vorderen Ampulle von Rana esculenta. *hz* Haarzellen, welche an ihrem freien Ende das Haar *h* tragen, *fz* Fadenzellen, *n*, *n* Nerv, in Theilung begriffen. Auf der linken Seite von D ist das Haar abgebrochen und in seine einzelnen Fasern aufgelöst.

umflicht (Retzius), kann nicht mehr bezweifelt werden. Auf Grund dieser Auffassung hat man also die Haarzellen nicht als Nervenzellen zu betrachten und darf sie mit den Riechzellen, bei welchen Nerv und Zelle direct ineinander übergehen, nicht gleichstellen.

[1]) Diese Auffassung wird auch durch die Untersuchung Kupffer's am Embryo von Petromyzon Planeri unterstützt. Der genannte Autor sagt wörtlich: „Die Bildung des lateralen Antheils des Facialisganglions (vergl. hierüber die Entstehung der Gehirnnerven) lässt sich von der Bildung der Gehörblase nicht trennen, beide entstehen durch einen einheitlich zusammenhängenden Process, der in seiner Gesammtheit der Bildung der übrigen lateralen (i. e. epidermoidalen) Ganglien zu vergleichen ist. Ich glaube, es lässt sich die Auffassung nicht abweisen, dass das Gehörbläschen in die Kategorie dieser Ganglien gehört. Dann würde dem Acusticus die Bedeutung einer spinalen Ganglienwurzel zukommen."

[2]) Dass eine derartige Einsenkung in die Haut, sowie eine Einbettung in knorpelige und knöcherne Theile des Skeletes (wie z. B. im Bereich des Kopfes auch bei Hautsinnesorganen (Fische) häufig vorkommt, habe ich früher schon gezeigt.

Wie die anderen höheren Sinnesorgane, so liegt auch das Gehörorgan der Wirbelthiere stets im Bereiche des Kopfes, und zwar zwischen der Trigeminus- und Vagusgruppe. Beim Fötus zeigt sich die erste Anlage rechts und links vom Nachhirn (Fig. 237 *LB*), und nachdem sich, wie oben schon angedeutet, das Bläschen jederseits vom Ektoderm abgeschnürt und sich mit dem vom Gehirn auswachsenden N. acusticus verbunden hat, rückt es bald tiefer in das mesodermale Gewebe des Schädels herein, verliert dann seine ursprüngliche birnförmige oder rundliche Form und theilt sich in zwei Abschnitte, die man als **Utriculus** (Sacculus ellipticus) und **Sacculus** (Sacculus

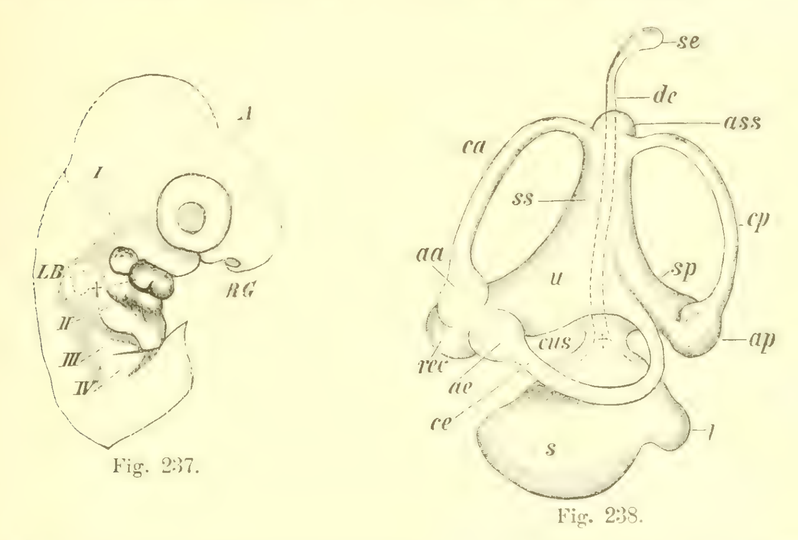


Fig. 237. Fig. 238.

Fig. 237. Vorderer Körperabschnitt eines Hühnerembryos. Theilweise nach Moldenhauer. *RG* Primitive Riechgrube, *A* Auge, *I—IV* erster bis vierter Kiemenbogen, † Stelle, wo sich der äussere Gehörgang zu bilden anfängt, *LB* Labyrinthbläschen (Primitives Gehörbläschen) durch die Körperdecken durchschimmernd.

Fig. 238. Halbschematische Darstellung des häutigen Gehörorganes (Labyrinthes) der Wirbelthiere. Von aussen gesehen. *u* Utriculus, *rec* Recessus utriculi, *sp* Sinus posterior utriculi, *s* Sacculus, *l* Recessus sacculi (lagena), *cus* Canalis utriculo-saccularis, *de*, *se* Ductus und Saccus endolymphaticus, wovon der erstere bei † aus dem Sacculus entspringt, *ss* Sinus utriculi superior, *ass* Apex sinus utriculi superioris, *ca*, *ce*, *cp* Canalis semicircularis anterior, externus und posterior, *aa*, *ae*, *ap* die zu diesen Canälen in Beziehung stehenden Ampullen.

sphaericus s. rotundus) bezeichnet und die anfangs durch eine sehr weite Communicationsöffnung (Canalis utriculo-saccularis) (Fig. 238, *cus*) miteinander in Verbindung stehen (Fig. 238, *u*, *s*). Aus ersterem, welcher die Pars superior des häutigen Gehörorgans darstellt, differenziren sich die sogen. **halbzirkelförmigen Canäle** oder **Bogengänge**, aus letzterem, welcher einer Pars inferior entspricht, der schlauchförmige, stets an der medialen Seite emporsteigende **Recessus vestibuli** (Aquaeductus vestibuli s. Ductus endolymphaticus) und die **Schnecke (Cochlea)** (Fig. 238)[1].

[1] Ueber die hypothetische Urform der Schnecke bezw. das Corti'sche Organ vergl. das oben citirte Werk von H. Ayers.

Dieser ganze, sehr complicirte Apparat stellt das häutige Gehörorgan oder das **häutige Labyrinth** dar. Dieses wird erst secundär von mesodermalem (gallertigem) Gewebe umwachsen, und zwar handelt es sich anfangs zwischen beiden um eine unmittelbare Berührung, später aber bildet sich zwischen ihnen eine, die innersten Mesodermschichten betreffende Resorptionszone aus.

Dadurch entsteht ein Hohlraum, welcher das häutige Labyrinth formell ebenso genau repetirt, wie dies von Seiten des später verknorpelnden oder verknöchernden, peripher davon gelegenen Mesodermgewebes geschieht. In Folge dessen kann man ein **häutiges** und ein **knöchernes Labyrinth** und zwischen beiden einen von lymphartiger Flüssigkeit erfüllten Hohlraum (**Cavum perilymphaticum**) unterscheiden. Der ebenfalls ein Fluidum enthaltende Binnenraum des häutigen Labyrinthes wird **Cavum endolymphaticum** genannt.

Um nun noch einmal auf die Bogengänge zurückzukommen, so dienen zu ihrer Fixation bindegewebige, häufig durchbrochene Lamellen („Ligamenta" Rüdinger), welche von der Wand einspringen und den perilymphatischen Raum durchsetzen. Jene Membranen stellen die letzten Ueberreste jenes Gallertgewebes dar, welches sich an den betreffenden Stellen verdichtet hat.

Weitere Befestigungsmittel der häutigen Bogengänge stellen die Blutgefässe dar, welche den perilymphatischen Raum durchsetzen, und sich z. gr. Th. an den Bogengängen verbreiten (Rüdinger).

Abgesehen von den Cyclostomen, sind die Bogengänge stets in der Dreizahl vorhanden. Man unterscheidet einen vorderen (sagittalen), hinteren (frontalen) und äusseren (horizontalen) Bogengang. Der erste, sowie der letzte entspringt mit blasenförmiger Erweiterung, in Form einer sog. Ampulle, an demjenigen Theil des Utriculus, welchen man als Recessus utriculi bezeichnet. Auch der hintere Bogengang entsteht mit einer Ampulle (Fig. 238). Nur die Ampullen fungiren, wie gleich näher besprochen werden soll, als Träger von Sinnesorganen, die Bogen selbst stellen nur Schutzvorrichtungen für jene und die Träger der Endolymphe dar.

Von den anderen Enden der Bogengänge mündet dasjenige des horizontalen mit trichterartiger Erweiterung selbständig in den Utriculus ein, diejenigen des vorderen und hinteren Ganges dagegen fliessen in eine gemeinschaftliche, mit dem Utriculus in offener Communication stehende Röhre, in die sogen. Bogencommissur (Sinus utriculi superior) zusammen (Fig. 238).

Nach R. Krause entstehen die häutigen Bogengänge aus der primitiven Labyrinthblase dadurch, dass sich die Wandungen der letzteren taschenförmig ausbuchten, ihr Epithel sich in der Mitte aneinanderlagert, verschmilzt und resorbirt wird.

Die beiden verticalen Bogengänge gehen aus einer gemeinsamen Tasche hervor, und zwar so, dass die Epithelien sich an zwei Stellen aneinanderlegen und resorbirt werden, während das zwischen ihnen liegende Stück offen bleibt und den gemeinsamen Schenkel der verticalen Bogengänge liefert.

Der horizontale Bogengang entwickelt sich aus einer gesonderten Tasche, welche sich gegenüber der Einmündungsstelle des Ductus endolymphaticus aus der Labyrinthwand ausstülpt.

Zuerst von allen entsteht der vordere, verticale Bogengang, dann folgt

der hintere verticale, und als letzter schnürt sich der horizontale Bogengang ab. Die Ampullen bilden sich gleichzeitig mit den Bogengängen.

Eine andere Auffassung bezüglich des Bildungsmodus der Bogengänge vertritt Rüdinger; dieselbe trifft aber, wie ich mich durch eigene Präparate (Amphibienlarven) überzeugt habe, nicht das Richtige.

Was endlich die Vertheilung der Zweige des N. acusticus, beziehungsweise den Sitz der Sinnesepithelien[1]) betrifft, so kommen dabei folgende Punkte des häutigen Labyrinthes in Frage: 1) die drei Ampullen der Bogengänge, wo die Hörzellen auf leistenartig ins Lumen vorspringenden Prominenzen (Cristae acusticae)[2]) sitzen; 2) der Utriculus. Hier findet sich eine grosse „Macula acustica“, welche sich in den Recessus utriculi, sowie in den Sacculus, beziehungsweise in die von letzterem ausgehende Schneckenanlage, d. h. in den Recessus cochleae (lagena) fortsetzt; 3) die von G. Retzius entdeckte Macula acustica neglecta[3]). Bei Fischen, Vögeln und Reptilien liegt sie dicht am Boden des Utriculus, ganz nahe dem Canalis utriculo-saccularis, bei Amphibien dagegen hat sie ihre Lage an der Innenseite des Sacculus. Sie besitzt ab origine schon einen rudimentären Charakter und unterliegt bei Säugethieren und dem Menschen einer immer weiter fortschreitenden Reduction, beziehungsweise einem vollständigen Schwund. Ursprünglich unter sich in Zusammenhang stehend, lösen sich die verschiedenen Abtheilungen der Sinnesplatte, d. h. der Macula acustica, später voneinander los und stellen schon von den Teleostiern an selbständige Maculae acusticae dar[4]).

Nach H. Ayers besitzt auch der Ductus endolymphaticus von Petromyzon ein Sinnesorgan, und wahrscheinlich repetirt sich dasselbe wenigstens ontogenetisch noch bei höheren Typen (Reptilien).

---

[1]) Im Bereich der verschiedenen Nervenplatten finden sich bei sämmtlichen Wirbelthieren und auch bei vielen wirbellosen Concretionen von vorwiegend kohlensaurem Kalk. Diese sogen. **Otolithen** oder **Gehörsteinchen**, welche sich im Innern der den betreffenden Binnenraum auskleidenden Epithelzellen entwickeln und später frei werden, zeigen die mannigfachsten Form- und Grössenverhältnisse. Die grössten und massivsten finden sich bei Teleostiern. Sie stellen entweder durch das ganze häutige Gehörorgan hindurch eine zusammenhängende Masse dar oder sie sind gruppenweise angeordnet.

H. Ayers führt die Otolithen auf die secretorische Fähigkeit der das häutige Labyrinth aufbauenden Ektodermzellen zurück und meint, dass diese Zellen ursprünglich — man denke an die Parallelisirung der Bogengänge mit dem Seitencanalsystem — das Kalkmaterial zu den Hautschuppen geliefert haben könnten. Diese Ansicht erscheint mir sehr problematisch (vergl. das Gehörorgan der Crustaceen)!

[2]) Die Cristae acusticae entstehen in Form von ovalen Epithelwülsten schon im primitiven Gehörbläschen, ehe von den Bogengängen auch nur eine Spur vorhanden ist. Sie kommen also erst secundär in die Ampullen zu liegen (v. Noorden). Bezüglich ihrer physiologischen Function kann es sich den Organen des Seitencanalsystems gegenüber um keine principiellen, sondern nur um graduelle Unterschiede handeln.

[3]) Bei den Ganoiden, Dipnoërn, Gymnophionen und Reptilien liegt noch eine zweite Macula im Utriculus, nämlich hinter der Stelle, wo sich der Canalis utriculo-saccularis in den Utriculus öffnet. Sie hat von ihren Entdeckern (P. u. F. Sarasin) den Namen Macula fundi utriculi erhalten.

[4]) Von allen Theilen der Pars superior des häutigen Labyrinthes wird einzig und allein die Ampulle des hinteren Bogenganges von einem Zweig des Nervus cochlearis versorgt, alle übrigen vom Nervus vestibularis.

An den Maculae acusticae, mit Ausnahme der Macula neglecta, sind die Hörhaare verhältnissmässig kurz und stecken in eigenthümlichen Deckmembranen, welche mehr oder weniger mit Otolithenkrystallen oder auch mit harten Concretionen (Teleostier) versehen sind. In den Cristae acusticae sind die Haare viel länger (Fig. 236 C, D) und ragen weit ins Lumen der Ampulle herein. Sie stecken in keinen eigentlichen Deckmembranen, und was man früher als solche unter dem Namen „Cupula terminalis" beschrieben hat, ist kein präformirtes Gebilde, sondern durch die Präparation entstanden.

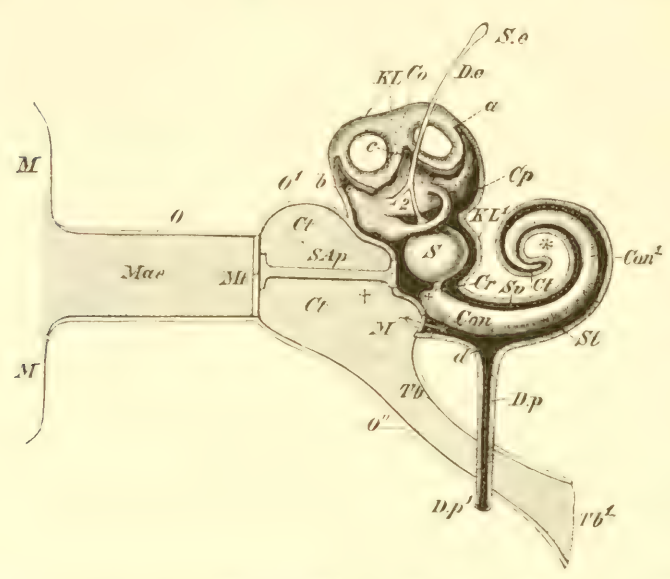


Fig. 239. Schematische Darstellung des gesammten Gehörorgans vom Menschen. Aeusseres Ohr: *M*, *M* Ohrmuschel, *Mae* Meatus auditorius externus, *O* Wand desselben, *Mt* Membrana tympani. Mittelohr: *Ct*, *Ct* Cavum tympani, O^1 Wand desselben, *SAp* schallleitender Apparat, welcher an Stelle der Ossicula auditiva nur als stabförmiger Körper eingezeichnet ist. Die Stelle † entspricht der Steigbügelplatte, welche das ovale Fenster verschliesst, *M* Membrana tympani secundaria, welche die Fenestra rotunda verschliesst, *Tb* Tuba Eustachii, Tb^1 ihre Einmündung in den Rachen, *O"* ihre Wand. Inneres Ohr mit zum grössten Theil abgesprengtem, knöchernem Labyrinth (*KL*, KL^1), *S* Sacculus, *a*, *b* die beiden verticalen Bogengänge, wovon der eine (*b*) durchschnitten ist, *c*, *Co* Commissur der Bogengänge des häutigen und knöchernen Labyrinths, *S.e*, *D.e* Saccus und Ductus endolymphaticus, wovon sich der letztere bei 2 in zwei Schenkel spaltet, *Cp* Cavum perilymphaticum, *Cr* Canalis reuniens, *Con* häutige Schnecke, die bei † den Vorhofblindsack erzeugt, Con^1 knöcherne Schnecke, *Sv* und *St* Scala vestibuli und Scala tympani, welche bei * an der Cupula terminalis (*Ct*) ineinander übergehen, *D.p* Ductus perilymphaticus, welcher bei *d* aus der Scala tympani entspringt und bei $D.p^1$ ausmündet. — Der horizontale Bogengang ist mit keiner besonderen Bezeichnung versehen, doch ist er leicht zu erkennen.

Dass sich ausser dem N. acusticus auch noch der N. facialis an der Versorgung des Gehörlabyrinthes betheiligt, und dass dies (bei Selachiern wenigstens) auch für den N. glossopharyngeus gilt, kann nach den übereinstimmenden Berichten verschiedener Autoren (Schlemm und d'Alton, Ketel, J. Müller) nicht zweifelhaft sein. Am energischsten ist hiefür in neuester Zeit H. Ayers eingetreten und hat seine Befunde in

phylogenetischem Sinne für das Gehörorgan verwerthet (vgl. das Werk dieses Autors).

Je höher wir nun in der Wirbelthierreihe emporsteigen, einen desto grösseren Antheil sehen wir das Mesoderm an der Bildung des Gehörorganes gewinnen. Anfangs, d. h. bei Fischen, noch dicht unter den äusseren Schädeldecken, d. h. seiner phylogenetischen Bildungsstätte (Ektoderm) noch näher liegend, und so für die theils durch die Kiemendeckel-Schilder fortgeleiteten, theils durch die Kiemenhöhle resp. das Spritzloch eindringenden Schallwellen sehr gut zugänglich, sehen wir es später immer weiter von der Oberfläche ab- und in die Tiefe rücken. Daraus entspringt mit Nothwendigkeit die Schaffung neuer Wege, welche die Zuleitung der Schallwellen ermöglichen. Kurz, es kommt zu einem von der Oberfläche nach der Tiefe führenden Canalsystem, nämlich zu dem sogen. **äusseren Gehörgang**, zu einer unter dem Namen der **Paukenhöhle** (**Cavum tympani**) bekannten, von den **Ossicula auditiva** eingenommenen erweiterten Parthie, sowie endlich zu einer röhrenartigen Verbindung der letzteren mit dem Rachen (**Ohrtrompete, Tuba eustachii**). Dieses ganze Canalsystem, das auf der Grenze zwischen äusserem Gehörgang und Paukenhöhle durch eine schwingungsfähige Membran, das **Trommelfell**, in zwei Abschnitte, einen äusseren und inneren, zerlegt wird, liegt an Stelle der in embryonaler Zeit vorhandenen ersten Kiemenspalte, oder, was dasselbe besagen will, an Stelle des bei manchen Fischen vorhandenen Spritzloches. Von den Reptilien und Vögeln an finden sich auch schon die ersten Andeutungen einer **Ohrmuschel**, doch kommt letztere erst bei Säugern zur vollen Entfaltung.

Fische und Dipnoër.

Abgesehen von den bei **Cyclostomen**[1]) vorkommenden und z. Th. schwer zu deutenden Abweichungen (wahrscheinlich handelt es sich dabei um ursprüngliche und nicht um regressive Bildungen), folgt das häutige Gehörorgan der Fische dem soeben entwickelten Grundplan und dies gilt auch für alle höheren Wirbelthiere. Allerorts (die einzige Ausnahme machen die Lophobranchier und Orthagoriscus Mola) treffen wir einen Zerfall in eine, in ihren Hauptzügen überall gleich bleibende Pars superior und eine mehr und mehr sich differenzirende sowie eine immer höhere Entwicklung und physiologische Bedeutung erreichende Pars inferior. Die Pars superior wird durch den Utriculus mit den Bogengängen, die Pars inferior durch den Sacculus mit der Schnecke dargestellt. Letztere ist bei Fischen nur ein ganz kleiner, knopfförmiger Anhang des Sacculus („Lagena"), welcher mit der Hauptmasse des Sacculus durch den Canalis sacculo-cochlearis in offener Verbindung ist. Auch Utriculus und Sacculus stehen, wenn auch nicht immer, durch den Canalis sacculo-utricularis noch in Communication.

[1]) Petromyzonten besitzen jederseits nur zwei halbcirkelförmige Gänge, Myxinoiden nur einen, allein letzterer soll auf Grund der Existens von zwei Ampullen nach Ayers ebenfalls zwei miteinander zusammengeflossenen Gängen entsprechen, sodass bei Cyclostomen keine principiellen Differenzen bestehen würden. Ein Sacculus existirt nicht. Die Nervenendstellen bestehen in der Dreizahl (zwei für die Ampullen, eine für den Utriculus). Myxine und Petromyzon fehlt nur der horizontale Bogen im Sinne der übrigen Vertebraten, und er legt sich auch nicht einmal entwicklungsgeschichtlich an.

Im Gegensatz zu den Petromyzonten, wo noch sämmtliche Maculae acusticae miteinander zusammenhängen, besitzen alle Teleostier, Ganoiden und Selachier je eine getrennte Macula im Recessus utriculi, im Sacculus und in der Lagena; dazu kommt noch die Macula neglecta. In den Ampullen sitzen die früher schon erwähnten Cristae acusticae.

Aus Figur 240 ist zu ersehen, dass sich der Hörnerv der Teleostier in drei Hauptzweige theilt. Der eine geht zu den Ampullen des vorderen und äusseren Bogenganges und zum Utriculus, der zweite zur hinteren Ampulle, der dritte endlich zum Sacculus und zu der Lagena. Dazu kommt noch der zur Macula neglecta ziehende Ramus neglectus, welcher sich vom Ramus ampullae posterioris abzweigt.

Bei den Elasmobranchiern kann man drei verschiedene Typen des Gehörorgans unterscheiden, nämlich den Typus der Holocephalen, der Haie und der Rochen. Alle drei bilden Seitenlinien der von uns aufgestellten Grundform des Gehörorganes, und zwar hat sich dasjenige der Rochen am meisten, das der Holocephalen am wenigsten davon entfernt (Fig. 240 B). Bei diesen Abweichungen spielt die Abtrennung des Recessus utriculi vom Utriculus und von der vorderen und äusseren Ampulle und dessen Communication mit dem Sacculus (Canalis recesso-saccularis) eine grosse Rolle.

Bei **Chimaera** ist noch keine Lagena differenzirt, und ihre Papilla hängt noch mit der Macula ac. sacculi zusammen. Bei Haien und Rochen ist eine deutliche Lagena vorhanden, und ihre Papilla ist bei den Rochen deutlicher von der Macula ac. sacculi getrennt. — Ueber den merkwürdigen Ductus endolymphaticus, welcher sich frei an der Schädelfläche öffnet (Fig. 240 B *de, ade*), soll später berichtet werden[1].

Beziehungen des Gehörorgans zur Schwimmblase der Fische finden sich bei vier Teleostierfamilien: 1) bei den Siluroiden, 2) bei den Gymnotiden, 3) bei den Characiniden, 4) bei den Cyprinoiden.

Bei allen handelt es sich um einen einheitlichen, unveränderlichen Grundplan bei der Herstellung einer Knochenkette („Weber'scher Apparat") zwischen dem Vorderende der Schwimmblase einer- und dem Gehörorgan andererseits, durch welche dem Hirn die verschiedenen Füllungszustände seiner Schwimmblase übermittelt werden.

Jene Kette geht aus der Umwandlung gewisser Theile (obere Bögen, Dorn- und Querfortsätze?) der vier vordersten Wirbel und Rippen hervor, und man kann vier Gliedstücke unterscheiden, welche, von vorne nach hinten gezählt, mit den unpassenden Namen Stapes, Claustrum, Incus und Malleolus bezeichnet werden.

Alle diese Knöchelchen liegen in einem System von Hohlräumen, welche von Aussackungen der Dura mater gebildet werden, sich längs der Wirbelsäule nach hinten gegen die Schwimmblase erstrecken und wohl auch von jener ölartigen Flüssigkeit erfüllt werden, wie sie sich im Cavum cranii findet.

---

[1]) Bei Orthagoriscus ist zwischen Pars superior und inferior des häutigen Labyrinths, im Gegensatz zu allen übrigen Teleostiern, mit Ausnahme der Lophobranchier, keine Trennung zu bemerken. Eine Macula neglecta fehlt. Die halbcirkelförmigen Canäle sind unverhältnissmässig lang und das Vestibulum sehr klein (d'Arcy, W. Thompson).

Was das Gehörorgan der **Dipnoër** betrifft, so ist es im Allgemeinen nach dem Fischtypus gebaut, und zwar zeigt es durch den Abschluss des grossen Recessus utriculi vom Utriculus und von der Ampulle des sagittalen und horizontalen Bogenganges, sowie durch dessen Verbindung mit dem Sacculus die nächste Verwandtschaft mit dem der Selachier und besonders der Chimären (G. Retzius).

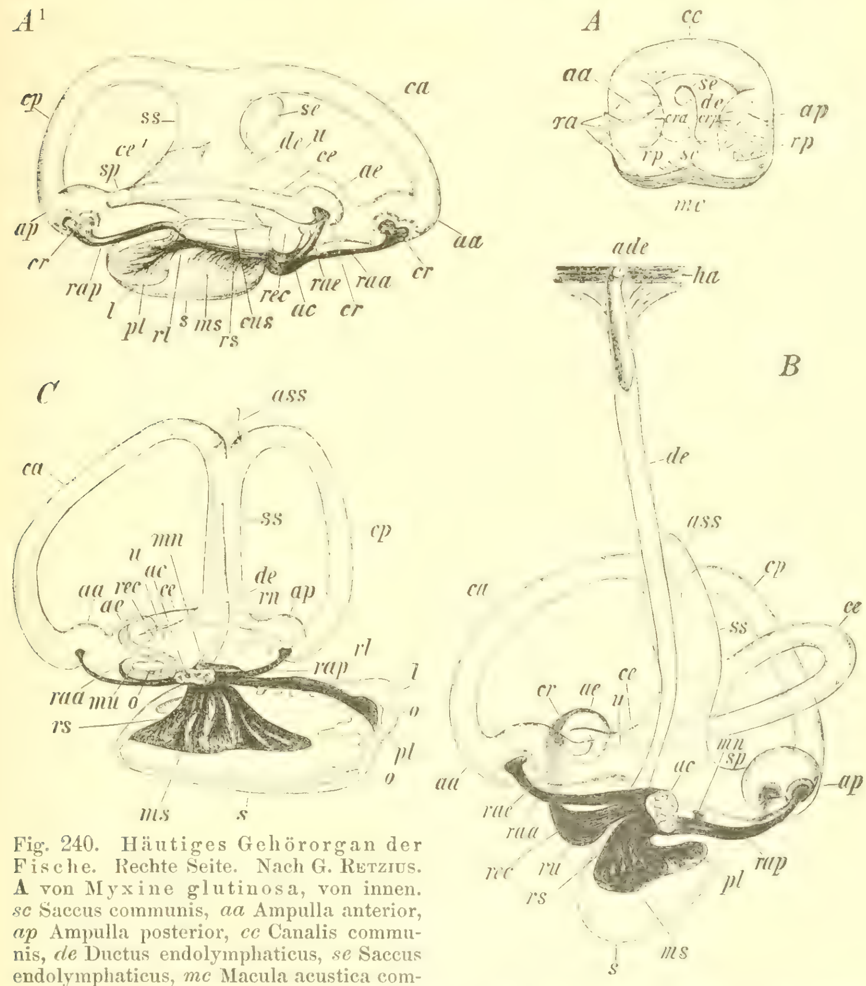


Fig. 240. Häutiges Gehörorgan der Fische. Rechte Seite. Nach G. Retzius. **A** von Myxine glutinosa, von innen. *sc* Saccus communis, *aa* Ampulla anterior, *ap* Ampulla posterior, *cc* Canalis communis, *de* Ductus endolymphaticus, *se* Saccus endolymphaticus, *mc* Macula acustica communis, *cra* Crista acustica amp. anter., *crp* Crista acustica amp. poster., *ra* Ramus anterior N. acustici, *rp* Ramus posterior N. acustici. **A¹** von Acipenser sturio, von aussen gesehen, **B** von Chimaera monstrosa, von innen gesehen. **C** von Perca fluviatilis, von innen gesehen. *u* Utriculus, *ss* Sinus utric. superior, *sp* Sinus utriculi posterior, *ass* Apex sinus superioris, *rec* Recessus utriculi, *aa* Ampulla anterior, *ae* Ampulla externa, *ap* Ampulla posterior, *ca* Canalis anterior, *cp* Canalis posterior, *ce*, *ce* Canalis externus, *s* Sacculus, *cus* Canalis utriculo-saccularis, *de* Ductus endolymphaticus, welcher sich bei *ade* nach aussen durch die Haut *h* öffnet, *se* Saccus endolymphaticus, *l* Lagena cochleae, *mu* Macula acustica recessus utriculi, *cr* Crista acustica amp., *ms* Macula acustica sacculi, *mn* Macula ac. neglecta, *pl* Papilla acustica lagenae, *ac* N. acusticus, *raa* Ramulus ampullae anterioris, *rae* Ramulus ampullae externae, *rap* Ramulus ampullae posterioris, *ru* Ramulus recessus utriculi, *rs* Ramulus sacculi, *rl* Ramulus lagenae, *rn* Ramulus neglectus, *o* Otolithen (des Recessus utriculi, des Sacculus und der Lagena).

Amphibien.

Wenn sich auch bei Amphibien ein Anschluss an die Dipnoër und Fische nicht verkennen lässt, so existiren doch gewisse bemerkenswerthe Unterschiede. Diese betreffen vor Allem die Lagena, welche sich — und dies gilt namentlich für die Anuren — immer mehr von dem Lumen des Sacculus emancipirt, und eine immer höhere Entwicklungsstufe erreicht.

Den ersten Anfängen einer Papilla acustica basilaris cochleae begegnet man bei Salamandrinen, und sie ist sogar spurweise auch schon bei Menopoma und Siredon pisciformis nachzuweisen. Hier wie dort aber liegt die betreffende Nervenstelle noch innerhalb der Lagena; es handelt sich also noch um keine wirkliche Pars basilaris mit Knorpelrahmen. Eine solche, d. h. eine Membrana basilaris im Sinne der höheren Vertebraten, erscheint erst bei den Anuren, bei welchen die sehr verdickte Wand der Cochlea eine kleine eigenthümliche Ausbuchtung erfährt. In dieser findet sich eine scharf umschriebene Stelle, welche von einer in einen Knorpelrahmen eingelassenen Membran (Membrana basilaris) überspannt wird.

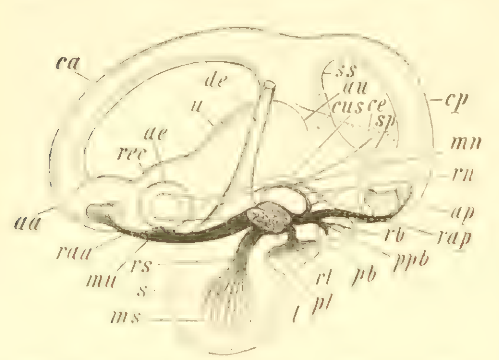


Fig. 241. Häutiges Gehörorgan von Rana esculenta, von innen. Rechte Seite. Nach G. Retzius. *u* Utriculus, *au* Apertura utriculi, *ss* Sinus utriculi superior, *sp* Sinus utriculi posterior, *rec* Recessus utriculi, *aa* Ampulla anterior, *ae* Ampulla externa, *ap* Ampulla posterior, *a* Canalis anterior, *ce* Canalis externus, *cp* Canalis posterior, *s* Sacculus, *de* Ductus endolymphaticus, *l* Lagena cochleae, *pb* Pars basilaris cochleae, *cus* Canalis utriculo-saccularis, *mu* Macula ac. recessus utriculi, *ms* Macula ac. sacculi, *mn* Macula ac. neglecta, *pl* Papilla ac. lagenae, *ppb* Papilla ac. basilaris, *raa* Ramulus amp. anterioris, *rap* Ramulus amp. posterioris, *rs* Ramulus sacculi, *rn* Ramulus neglectus, *rl* Ramulus lagenae, *rb* Ramulus basilaris.

Somit tritt zu den obgenannten Nervenendstellen der Fische im Gehörorgan der höheren Amphibien noch eine weitere hinzu, nämlich die Papilla acustica basilaris cochleae.

Was als ein weiterer Fortschritt der Urodelen den Fischen gegenüber aufzufassen ist, das ist das Auftreten einer in der Wand der Gehörkapsel sich bildenden ursprünglich fibrösen und später verknorpelnden Platte, die der Platte des Steigbügels der höheren Vertebraten entspricht und die Fenestra ovalis verschliesst (vergl. den Urodelenschädel). Einer Paukenhöhle mit einem noch ganz im Niveau der äusseren Haut liegenden Trommelfell (Membrana tympani) und einer in den Rachen mündenden Tuba Eustachii begegnet man erst in der Reihe der Anuren, und hier hat auch der schallleitende Apparat schon eine höhere Ausbildung gewonnen.

Während bei Urodelen, zumal bei Perennibranchiaten und Derotremen, die Bogengänge niedergedrückt und flach erscheinen, erheben sie sich viel höher bei Anuren. Die Bogengang-Commissur

ist bei allen Amphibien kurz und gedrungen; der Sacculus dagegen erreicht bei Urodelen eine im Verhältniss zur Pars superior des Labyrinthes so bedeutende Grösse und Rundung, wie dies bei Fischen nirgends der Fall ist; bei Anuren erfährt er zu Gunsten der Cochlearausbuchtung eine bedeutende Reduction.

Die Gymnophionen, deren Gehörorgan sich in seinem Bau enge an dasjenige der Urodelen anlehnt, besitzen nicht nur alle Maculae und Cristae der übrigen Amphibien in schönster Ausbildung, sondern es scheint auch im Fundus des Utriculus jene Nervenendstelle vorzukommen, welche G. Retzius, wie oben schon erwähnt, als Macula neglecta bezeichnet hat. Ausserdem scheint in einer Ausbuchtung des Sacculus noch eine besondere, neue Nervenendstelle zu existiren, wofür bis jetzt noch kein Name vorgeschlagen worden ist. Es sind übrigens bezüglich dieses Punktes noch weitere Untersuchungen anzustellen.

Der Hörnerv tritt, in fünf Aeste getheilt, aus der Schädelhöhle ins Labyrinth, sodass die Blindwühlen durch ein besonders feines Gehör ausgezeichnet erscheinen. Bemerkenswerth sind gewisse Uebereinstimmungen des Gehörorgans der Larven von Epicrium glutinorum mit demjenigen der Ganoiden (vergl. die Arbeit von P. und F. Sarasin).

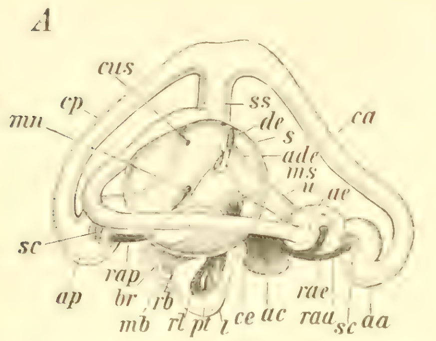
Reptilien und Vögel.

Auch bei Sauropsiden, wo wir bei den Cheloniern in manchen Beziehungen Anschlüsse an das Gehörorgan der Urodelen treffen, beziehen sich die Hauptveränderungen auf die Schnecke, und wir können hiebei eine regelmässige Fortentwicklung von den Cheloniern und Ophidiern bis zu den Sauriern und Crocodiliern constatiren. Bei den ersteren, wie eben bemerkt, noch auf sehr niederer Entwicklungsstufe stehend, wächst die Schnecke immer weiter canalartig aus (**Ductus cochlearis**) und erfährt schliesslich bei Crocodiliern und Vögeln eine Krümmung sowie eine schwache Spiraldrehung. Hand in Hand damit geht eine immer schärfere Differenzirung der Membrana basilaris und der Papilla acustica basilaris. Beide strecken sich mehr und mehr in die Länge und zugleich ist eine **Scala tympani** und **vestibuli** schon deutlich angelegt.

Die Lagena stellt bei Crocodiliern und Vögeln nur noch ein taschenförmiges Anhängsel der Cochlea dar; gleichwohl aber erreicht die Papilla basilaris noch nicht den histologischen Bau des Corti'schen Organs der Säugethiere. Die obere vordere Wand hat sich zu einer Membrana Reissneri entwickelt. Der Sacculus ist viel kleiner geworden als bei Cheloniern und Sauriern, und dies gilt am meisten für die Vögel. Eine minimale Macula neglecta persistirt bei Vögeln.

Bei den Sauriern trifft man die allerverschiedensten Typen des Gehörorgans; manche sind, was die Membrana basilaris betrifft, kaum höher entwickelt als die Ophidier (Phrynosoma, Pseudopus, Anguis). Bei Iguana ist schon ein Fortschritt gegen Lacerta und die übrigen höheren Saurier hin zu bemerken; die Membrana basilaris ist mehr in

die Länge gezogen, und die Lagena mit ihrer Papille tritt mehr in den Hintergrund. Bei Acantias und Platydactylus sind diese Verhältnisse noch weiter gediehen, und Plestiodon sowie Egernia endlich vermitteln durch ihre noch höhere Entwicklungsstufe eine Verbindung mit



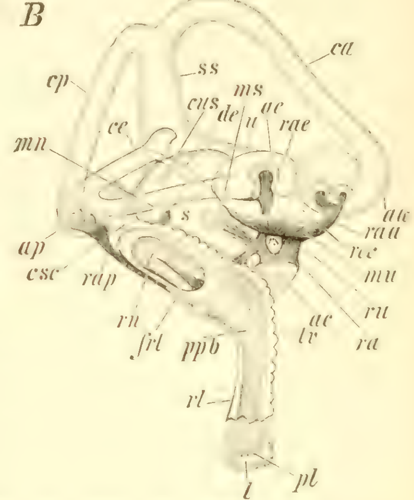


Fig. 242. A Häutiges Gehörorgan von Lacerta viridis, von aussen gesehen. B Dasselbe von Alligator mississippiensis. Rechte Seite. Nach G. Retzius. *u* Utriculus, *ss* Sinus utric. superior, *rec* Recessus utriculi, *aa* Ampulla anterior, *ae* Ampulla externa, *ap* Ampulla posterior, *ca* Canalis anterior, *ce* Canalis externus, *cp* Canalis posterior, *s* Sacculus, *de* Ductus endolymphaticus, *ade* Apertura ductus endolymph., *l* Lagena cochleae, *cus* Canalis utriculo-saccularis, *csc* Canalis sacculo-cochlearis, *frt* Foramen recessus scalae tympani, *tv* Tegmentum vasculosum, *ms* Mac. ac. sacculi, *mn* Macula ac. neglecta, *mu* Macula ac. recessus utriculi, *pl* Papilla ac. lagenae, *ppb* Papilla ac. basilaris, *ac* N. acusticus, *ra* Ramus anterior desselben, *raa* Ramulus amp. anterioris, *rae* Ramulus amp. externae, *rap* Ramulus amp. posterioris, *ru* Ramulus recessus utriculi, *br* Ramulus basilaris, *rs* Ramulus sacculi, *rn* Ramulus neglectus, *rl* Ramulus lagenae, *sc* Septum cruciatum, *mb* Membrana basilaris.

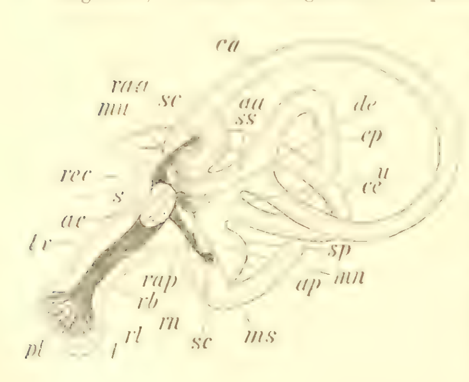


Fig. 243. Häutiges Gehörorgan von Turdus musicus, von innen gesehen, Rechte Seite. Nach G. Retzius. *u* Utriculus, *ss* Sinus utriculi superior, *sp* Sinus utriculi posterior, *rec* Recessus utriculi, *aa* Ampulla anterior, *ap* Ampulla posterior, *ca* Canalis anterior, *ce* Canalis externus, *cp* Canalis posterior, *s* Sacculus, *de* Ductus endolymphaticus, *l* Lagena cochleae, *tv* Tegmentum vasculosum, *mu* Macula ac. recessus utriculi, *ms* Macula ac. sacculi, *sc* Septum cruciatum, *mn* Macula ac. neglecta, *pl* Papilla ac. lagenae, *ac* N. acusticus, *raa* Ramulus amp. anterioris, *rap* Ramulus amp. posterioris, *rn* Ramulus neglectus, *rb* Ramulus basilaris, *rl* Ramulus lagenae.

den Crocodiliern. So existirt also eine fortlaufende, ununterbrochene Entwicklungsreihe.

Hatteria zeigt im Bau ihres Gehörorgans vieles Auffallende und Merkwürdige; sie nimmt deshalb eine Sonderstellung ein, und Aehnliches gilt auch für Chamaeleo.

Indem also die Schnecke dem Sacculus gegenüber eine immer grössere Selbständigkeit gewinnt, unterliegt der Sacculus selbst bei

den verschiedenen Typen den allergrössten Form- und Grösseschwankungen. So ist er z. B. bei Vögeln in der Regel sehr klein, dagegen sehr voluminös bei Sauriern (Lacerta).

Die Communicationsöffnung zwischen Utriculus und Sacculus besteht fort, doch erfährt sie eine immer grössere Beschränkung, und dasselbe gilt auch für die Oeffnung zwischen Sacculus und Cochlea. Letztere kann zu einem Canal ausgezogen sein (Canalis reuniens), und dies gilt insbesondere für die Vögel, welche durch die Crocodilier mit den Sauriern verbunden werden. Immerhin aber stellen sie im Bau ihres Gehörorgans einen einheitlichen Typus dar, der namentlich durch die besondere Anordnung des hoch geschwungenen vorderen und hinteren Bogenganges und die umgekehrte Einmündung desselben in den Sinus superior (Bogencommissur) charakterisirt ist.

Bei niederen Typen (Schwimmvögel) ist dies noch weniger ausgesprochen als bei höheren, und es wäre sehr interessant, dieses Verhältniss bei den Pinguinen und Struthionen festzustellen, insofern hier wichtige Anschlüsse an die Reptilien erwartet werden dürfen.

Bei den Reptilien fehlt eine Eustachi'sche Röhre mit Paukenhöhle nur den Schlangen und fusslosen Eidechsen. Bei den übrigen ist sie vorhanden und bietet ein sehr verschiedenes Aussehen dar.

Bei Vögeln ist eine Eustachi'sche Röhre mit Cavum tympani stets vorhanden; beide Röhren vereinigen sich mit ihren Rachenenden zu einem gemeinsamen Gang, und ähnlich verhalten sich die Crocodile. Ueber die Tubenmuskulatur vergl. den Tractus intertinalis.

Säuger.

Den Anschluss der Säuger an die Reptilien, oder besser vielleicht, an die Postreptilien, vermitteln die Monotremen, deren Gehörorgan in Manchem demjenigen der Crocodilier und Vögel ähnelt. Gleichwohl ist über die Phylogenie des Säugergehörorganes bis jetzt nichts Sicheres bekannt, und weitere, ausgedehnte Studien sind nöthig. Die Schnecke erfährt hier ihre höchste Entwicklung, indem sie zu einem langen Rohr auswächst, das sich beim Menschen in beinahe 3, bei Säugethieren aber von 1½ (Cetaceen) bis zu 4 und mehr Spiraltouren[1]) aufthürmt. In dieser Spiralwindung der Schnecke sowie in ihrem feineren histologischen Bau liegt das am meisten charakteristische Merkmal des Gehörorgans der Säugethiere.

Der Hörnerv bildet die Achse der Spirale. Entsprechend den starken Krümmungen der Schnecke erscheint auch die Papilla acustica[2]) oder, wie sie bei Säugern heisst, das **Corti**'sche **Organ**, weit in die Länge gezogen, und die von ihm eingenommene Parthie der häutigen

[1]) Das Kaninchen hat 2½, der Ochse 3½, das Schwein fast 4 und die Katze 3 Schneckenwindungen. Uebrigens schwankt die Schnecke nach Gestalt und Richtung bei einzelnen Typen sehr bedeutend, und dies gilt auch für den Sacculus, sowie für alle Theile der Pars superior des häutigen Gehörorganes.

[2]) Nach Ayers besteht keine directe Homologie zwischen der Papilla acustica (P. lagenae) der Ichthyopsiden und Sauropsiden einer — und dem Corti'schen Organ der Säuger andererseits. Letzteres soll — darauf weisen nach Ayers die grossen Differenzen zwischen dem embryonalen, noch saurierähnlichen, und dem ausgebildeten Organ bei Säugern hin — eine neue Erwerbung darstellen.

Schneckenwand wird Basilarmembran, die gegenüberliegende Wand Membrana Reissneri genannt. Ich werde gleich noch einmal darauf zurückkommen.

Die Communicationsöffnung zwischen der Pars superior und inferior des häutigen Gehörorgans, also zwischen Sacculus und Utriculus, ist bei Säugern vollends ganz geschwunden, und beide

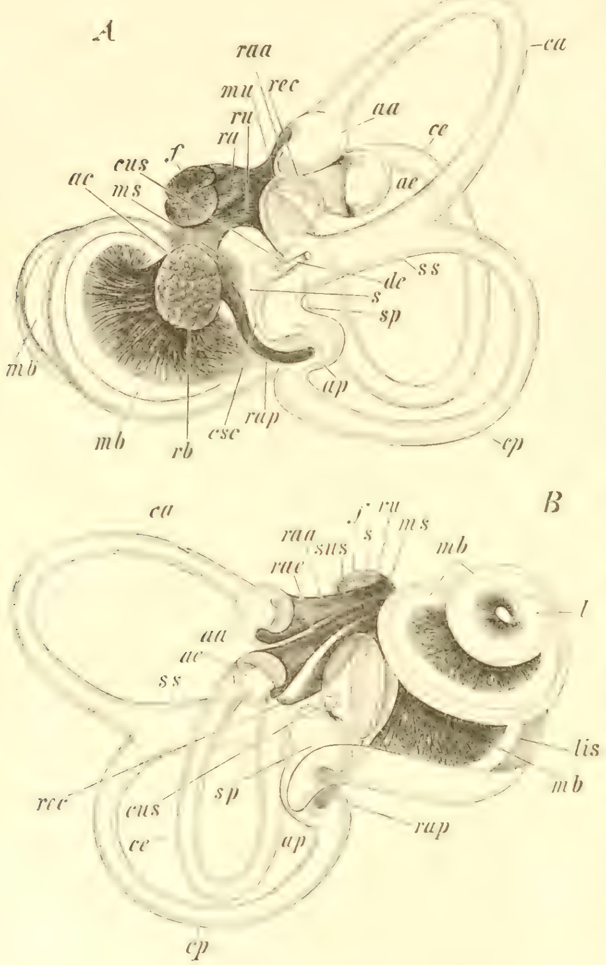


Fig. 244. Häutiges Gehörorgan des Kaninchens, A von innen, B von aussen gesehen. Rechte Seite. Nach G. Retzius. *ss* Sinus utriculi superior, *sp* Sinus utriculi posterior, *rec* Recessuss utriculi, *aa* Ampulla anterior, *ae* Ampulla externa, *ap* Ampulla posterior, *ca* Canalis anterior, *ce* Canalis externus, *cp* Canalis posterior, *s* Sacculus, *sus* Sinus utricularis sacculi, *de* Ductus endolymphaticus, *cus* Canalis utriculo-saccularis, *csc* Canalis reuniens Henseni, *l* Lagena, *mu* Macula ac. rec. utriculi, *ms* Macula ac. sacculi, *ac* N. acusticus, *ra* Ramus anterior N. acustici, *ru* Ramulus rec. utriculi, *raa* Ramulus amp. anterioris, *rae* Ramulus amp. externae, *rap* Ramulus amp. posterioris, *rb* Ramulus basilaris, *f* N. facialis, *mb* Membrana basilaris, *lis* Ligamentum spirale.

Theile stehen nur noch indirect, nämlich durch den an seiner Einpflanzungszelle in das häutige Labyrinth in zwei Aeste gespaltenen Ductus endolymphaticus in Verbindung. Der eine Ast senkt sich nämlich in den Utriculus, der andere in den Sacculus ein[1]).

Was den schallleitenden Apparat betrifft, so erscheint die

[1]) Die Gabelung des Ursprungstheiles des Ductus endolymphaticus kommt dadurch zu Stande, dass die die Abschnürung des Utriculus und Sacculus bedingende Ringfalte gegen die Mündung des Ductus sich erhebt und leistenartig in dieselbe einwächst.

Membrana tympani in postembryonaler Zeit tief in den äusseren Gehörgang zurückgezogen. Im Cavum tympani, welches zusammt der Tuba Eustachii stets gut entwickelt ist, liegen, im Gegensatz zu den Sauropsiden, wo es sich nur um eine einzige Knochensäule (Columella) handelt, drei zu einer Kette gelenkig vereinigte, zwischen dem Trommelfell und der Fenestra ovalis ausgespannte Gehörknöchelchen, nämlich der Hammer, der Amboss und der Steigbügel. [Ueber ihre Entwicklung vergl. den Säugethierschädel.]

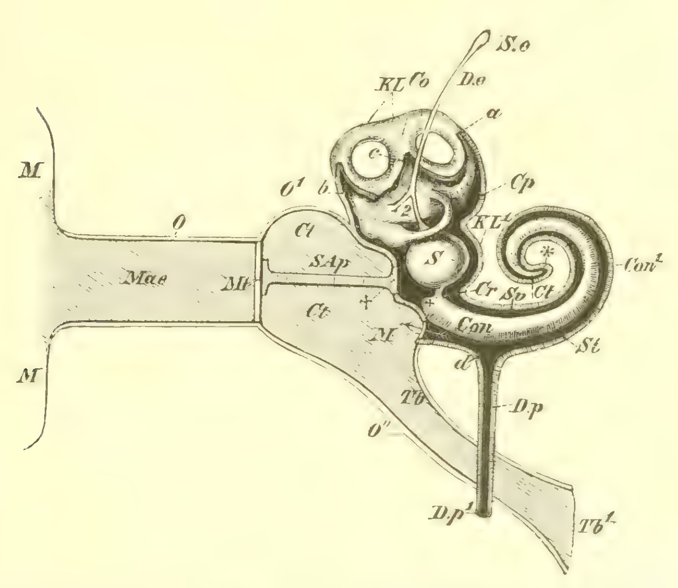


Fig. 245. Schematische Darstellung des gesammten Gehörorgans vom Menschen. Aeusseres Ohr: *M*, *M* Ohrmuschel, *Mae* Meatus auditorius externus, *O* Wand desselben, *Mt* Membrana tympani. Mittelohr: *Ct*, *Ct* Cavum tympani, O^1 Wand desselben, *SAp* schallleitender Apparat, welcher an Stelle der Ossicula auditiva nur als stabförmiger Körper eingezeichnet ist. Die Stelle † entspricht der Steigbügelplatte, welche das ovale Fenster verschliesst, *M* Membrana tympani secundaria, welche die Fenestra rotunda verschliesst, *Tb* Tuba Eustachii, Tb^1 ihre Einmündung in den Rachen, O'' ihre Wand. Inneres Ohr mit zum grössten Theil abgesprengtem, knöchernem Labyrinth (*KL*, KL^1), *S* Sacculus, *a*, *b* die beiden verticalen Bogengänge, wovon der eine (*b*) durchschnitten ist, *c*, *Co* Commissur der Bogengänge des häutigen und knöchernen Labyrinths, *S.e*, *D.e* Saccus und Ductus endolymphaticus, wovon sich der letztere bei 2 in zwei Schenkel spaltet, *Cp* Cavum perilymphaticum, *Cr* Canalis reuniens, *Con* häutige Schnecke, die bei † den Vorhofblindsack erzeugt, Con^1 knöcherne Schnecke, *Sv* und *St* Scala vestibuli und Scala tympani, welche bei * an der Cupula terminalis (*Ct*) ineinander übergehen, *D.p* Ductus perilymphaticus, welcher bei *d* aus der Scala tympani entspringt und bei $D.p^1$ ausmündet. — Der horizontale Bogengang ist mit keiner besonderen Bezeichnung versehen, doch ist er leicht zu erkennen.

Im Bereich des Mittelohres liegen zwei (quergestreifte) Muskeln, der M. stapedius und M. tensor tympani. Dieselben stehen in wichtigen Beziehungen zur Mechanik der Gehörknöchelchen bezw. des Trommelfells. Der phyletisch ältere Muskel ist der M. stapedrus, dann folgt der M. tensor tympani. Der Stapedius ist ein abgespaltenes Stück des hinteren Bauches von M. biventer.

Bei Fischen entspricht demselben der als Athemmuskel fungirende Hebemuskel der Hyomandibula. Er ist zugleich der vordere Theil des Constrictor superficialis hyoideus externus. Massgebend für die Beweisführung ist die Innervation durch den Nervus facialis. Schon bei Anuren besteht eine innige Beziehung des Digastricus (Portio anterior) zum Trommelfell, welches er spannt. Ein eigentlicher M. stapedius tritt erst bei Lacertilier- und Crocodil-Embryonen auf. (Erwachsenen Sauriern fehlt er.) Vom Crocodil an, wo er aus drei Portionen besteht, durch die Reihe der Vögel hindurch bis zu den höchsten Säugern, ist er stets in derselben typischen Anlage nachzuweisen.

Ein Tensor tympani kommt nur den Säugern zu. Er hat sich vom M. pterygoideus internus abgespalten, und zwar gemeinsam mit dem Tensor veli palatini, mit dem er oft Fasern (Mensch, Hund) austauscht, und dessen Nerv gemeinsam mit dem pro tensore vom Ramus pterygoideus internus des III. Trigeminusastes entspringt. — Da nun auch die Kaumuskeln [Masseter, Temporalis und die später von ihm sich abspaltenden Pterygoidei] dem Adductor, d. h. Levator Mandibulae der Fische entsprechen, so kann man constatiren, dass auch der Tensor tympani aus einem Kaumuskel hervorgeht. (Killian.)

Knöchernes Labyrinth und die Schnecke der Säugethiere.

Nicht überall ist die Umschliessung des häutigen Labyrinths von Seiten der Hartgebilde des Kopfskeletes dieselbe; gleichwohl aber spricht man in der ganzen Thierreihe, wie früher schon angedeutet, von einem

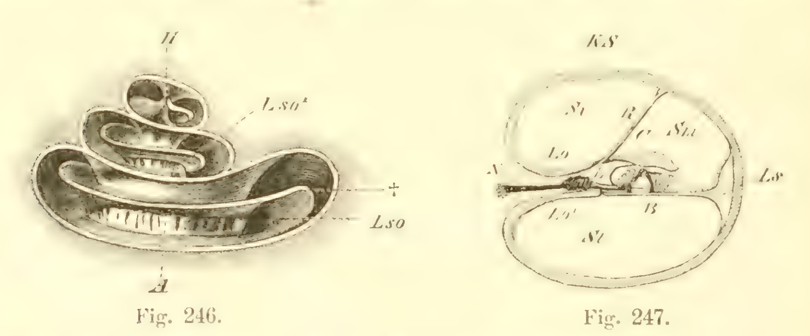


Fig. 246. Fig. 247.

Fig. 246. Knöcherne Schnecke des Menschen. *A* Achse, *Lso*, *Lso*¹ Lamina spiralis ossea, deren freier, von den Acusticusfasern durchbohrter Rand bei † sichtbar ist, *H* Hamulus.

Fig. 247. Querschnitt durch den Schneckencanal eines Säugethieres, Schema. *KS* Knöcherne Schnecke, *Lo*, *Lo*¹ die beiden Blätter der Lamina spiralis ossea, zwischen welchen bei *N* der N. acusticus (sammt Ganglion links von *L*) verläuft, *L* Limbus laminae spiralis, *B* Membrana basilaris, auf welcher die Neuro-Epithelien liegen, *R* Membrana Reissneri, *Sv* Scala vestibuli, *St* Scala tympani, *Sm* Scala media (häutige Schnecke), *C* Membrana Corti, *Ls* Ligamentum spirale.

häutigen und knöchernen Labyrinth und bezeichnet die einzelnen Parthieen des letzteren mit den Namen der unterliegenden, häutigen Theile. Bei Säugethieren ist eine knöcherne Labyrinthkapsel, welche durch eine Knochenleiste unvollständig in zwei den Sacculus und Utriculus umschliessende Abtheilungen zerfällt, schon vor der

Verknöcherung des übrigen Schläfenbeins vorhanden[1]). Im Gegensatz dazu steht die unvollständige, medianwärts nur durch einen fibrösen Vorhang vom Schädelcavum abgeschlossene Gehörkapsel der Teleostier, Chimären, Ganoiden und Dipnoër. Sie liegt also hier nur in einer Knorpel- resp. Knochenbucht, auf deren zum Theil sehr complicirte Zusammensetzung (Teleostier und Knochenganoiden) ich schon bei der Anatomie des Schädels hingewiesen habe.

Ich wende mich jetzt zu einer specielleren Darstellung der **Säugethierschnecke**, die wir bis jetzt nur in ihrem häutigen Abschnitt kennen gelernt haben. Die knöchernen Hüllmassen des häutigen Labyrinths erzeugen eine knöcherne Achse; rings um dieselbe windet sich in Spiraltouren eine Knochenlamelle (Lamina spiralis ossea), welche in die Höhlung der Schneckenwindung vorspringt, ohne jedoch die gegenüberliegende Wand direct zu erreichen. Sie wird vielmehr durch zwei lateralwärts divergirende Lamellen fortgesetzt, und diese sind nichts Anderes, als die oben schon erwähnte Membrana basilaris und -Reissneri, d. h. die zwei miteinander einen Winkel erzeugenden Wände des häutigen Schneckenrohres. Die dritte Wand des letzteren wird durch einen Abschnitt der lateralen Circumferenz des knöchernen Schneckenrohres ergänzt. Die so im Querschnitt annähernd dreieckig erscheinende häutige Schnecke heisst auch Ductus cochlearis oder Scala media. Es erhellt daraus, dass letztere das Lumen der knöchernen Schnecke lange nicht ausfüllt, sondern dass noch zwei Räume übrig bleiben. Sie sind uns schon beim Gehörorgan der Vögel begegnet und werden als **Scala vestibuli** und **Scala tympani** bezeichnet (Fig. 245—248).

Beide gehören zum perilymphatischen System und stehen, der Scala media im Laufe folgend, über dem blinden Ende derselben, d. h. an der sogenannten Cupula terminalis, miteinander in offener Verbindung. Gegen die Paukenhöhle zu wird die Scala vestibuli durch das in die Fenestra ovalis eingelassene Glied der Gehörknöchelchen-Kette, nämlich durch den Steigbügel (Stapes), die Scala tympani dagegen durch die die Fenestra rotunda ausfüllende Membrana tympani secundaria abgeschlossen.

Nun liegt aber am Boden der knöchernen Schnecke, nicht weit entfernt von dem runden Fenster, eine Oeffnung, und diese führt in einen engen Canal, der als **Aquaeductus cochleae** bezeichnet wird, und der das perilymphatische System mit den peripheren Lymphbahnen des Kopfes in Verbindung setzt[2]).

---

[1]) Ich will hier noch einmal darauf aufmerksam machen, dass in der umschliessenden Knochenkapsel die Theile des häutigen Gehörorganes nicht allseitig frei (von Perilymphe umspült) liegen, sondern dass dieselben in ganz bestimmter Weise durch Bänder, auf welche zuerst Rüdinger hingewiesen hat, am Knochen fixirt werden („Ligamentum sacculi radiatum, sacculo-utriculare und Ligamentum utriculi laterale und mediale").

[2]) Ein Ductus perilymphaticus lässt sich schon von den Reptilien an mit Sicherheit nachweisen. Er beginnt hier im Cavum perilymphaticum an der Aussenseite des Sacculus, zieht dann in einer tiefen Furche an der medialen Cochleawand vorüber, spannt sich über die Membrana basilaris (Scala tympani) hinweg, tritt durch das Foramen rotundum hindurch und geräth mit dem epicerebralen Lymphraum in Verbindung.

Eine ganz ähnliche Bedeutung hat der schon öfters erwähnte **Ductus endolymphaticus s. Aquaeductus vestibuli** für die im Innern des häutigen Gehörorganes eingeschlossene Endolymphe. Es ist dies eine uralte, schon von den niedersten Fischen (Myxinoiden) her vererbte Einrichtung, die in der Thierreihe zahlreiche Wandlungen und Modificationen erfährt. In seiner ursprünglichen Form stellt der endolymphatische Gang eine auf der medialen, dem Cavum cranii zugekehrten Wand des Sacculus entspringende und mit dem Sacklumen communicirende Röhre dar. Mit ihrem oberen Ende durchbohrt diese die mediale Wand der knorpeligen oder knöchernen Gehörkapsel, tritt dadurch in das Cavum cranii ein und endigt mit blasenförmiger Auftreibung (Saccus endolymphaticus) in der Dura mater. Es wird sich also hier um endosmotische Beziehungen zwischen dem endolymphatischen und dem epicerebralen Lymphraum handeln[1]).

Bei Selachiern öffnet sich der Ductus endolymphaticus in der Hinterhauptsgegend frei am Schädeldach und steht mit dem äusseren Medium, d. h. dem Meerwasser, in offener Communication. Bei zahlreichen Reptilien kommt das letzte Ende dicht unter die Schädeldecken (Parietooccipital-Naht) zu liegen, ja bei Ascalaboten verlässt der Gang sogar die Schädelkapsel, drängt sich zwischen die Nackenmuskeln hinein und schwillt im Bereich des Schultergürtels zu einem grossen, gelappten Sacke an, von dem sich wurstförmige Ausläufer bis zur Ventralfläche der Wirbelsäule und zum submucösen Gewebe des Pharynx hinunterziehen. Auch bis in die Orbita hinein kann sich das Canalsystem labyrintisch verzweigen, und stets ist es von einem zähflüssigen, aus minimalen Kalkkrystallen bestehenden, weissen Otolithenbrei erfüllt, wie dies für den Ductus endolymphaticus aller Vertebraten (in embryonaler Zeit wenigstens) gilt (Wiedersheim).

Bei Amphibien[2]) und auch bei gewissen Teleostiern können beide Gänge, unter starker sackartiger Erweiterung, entweder nur an der dorsalen oder auch an der ventralen Circumferenz des Gehirns enge zusammentreten, sodass letzteres in einen förmlichen Kalkgürtel zu liegen kommt. Dies gilt z. B für Anuren.

Der dorsale Theil jenes Kalkgürtels der Anuren zieht sich nach rückwärts in ein unpaares Gebilde aus, welches dorsal vom Rückenmark liegend durch den ganzen Spinalcanal bis zum Steissbeine sich erstreckt. In der Höhe der Foramina intervertebralia sendet dasselbe paarige Querfortsätze ab. Diese begleiten die Wurzeln der Spinalnerven durch die Foramina, erreichen die Spinalganglien und bedecken dieselben verschiedenartig, indem sie die sogenannten „Kalksäckchen" bilden. Letzteres sind

[1]) Der Saccus endolymphaticus des Menschen besitzt röhrenartige Fortsätze, die als Abflusswege der Endolymphe in die subduralen Lymphbahnen dienen (Rüdinger).

[2]) Bei den Larven der Gymnophionen (Epicrium glut.) wie auch bei Reptilien-Säugerembryonen endigt der Ductus endolymphaticus in Form einer grossen, flaschenförmigen Blase zur Seite des Gehirnes. Aehnliches gilt für die Ganoiden; doch finden sich diese Verhältnisse hier dauernd.

Bei Protopterus erzeugt der Saccus bezw. Ductus endolymphaticus eine Menge von schlauchförmigen, von Otolithen erfüllten Divertikeln. Der Saccus selbst ist ein bauchig aufgetriebener Schlauch, welcher durch einen engen Hals mit der Gehörblase in Verbindung steht. Das Schlauchsystem bedeckt fast die ganze Rautengrube und reicht bis zum Austritt des ersten sensiblen Spinalnerven nach rückwärts. Die Schläuche der einen Seite communiciren nicht mit denjenigen der anderen Seite, sondern greifen blos ineinander ein (R. Burckhardt).

also keine „Drüsen ohne Ausführungsgang" (LENHOSSÉK), sondern müssen als Anhänge des Saccus endolymphaticus, d. h. des Gehörorgans, betrachtet werden. Dieser ganze vertebrale Theil des Sacksystemes besteht aus zahlreichen, kleinen, von Pflasterepithel ausgekleideten Schläuchen, welche haufenweise zusammenliegen, miteinander communiciren und von einem reichen Capillarnetz umwickelt sind. (Rana, Bufo und Hyla zeigen hierin so gut wie gar keine Unterschiede) (COGGI). Vgl. auch die ausgezeichnete Darstellung des endolymphatischen Systems und seiner Beziehungen zu den Hirnhäuten von H. REX (Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1892).

Bei Vögeln und Säugern handelt es sich nie um eine Ueberschreitung des Schädelraums, und in formeller Beziehung stimmt hier der ganze Apparat mit der von mir gleich zu Anfang beschriebenen, schlauchartigen Grundform überein.

Histologie der Säugethierschnecke.

Die in der knöchernen Schneckenachse verlaufenden Fasern des Hörnerven biegen im Laufe nach aufwärts seitlich ab und kommen in die

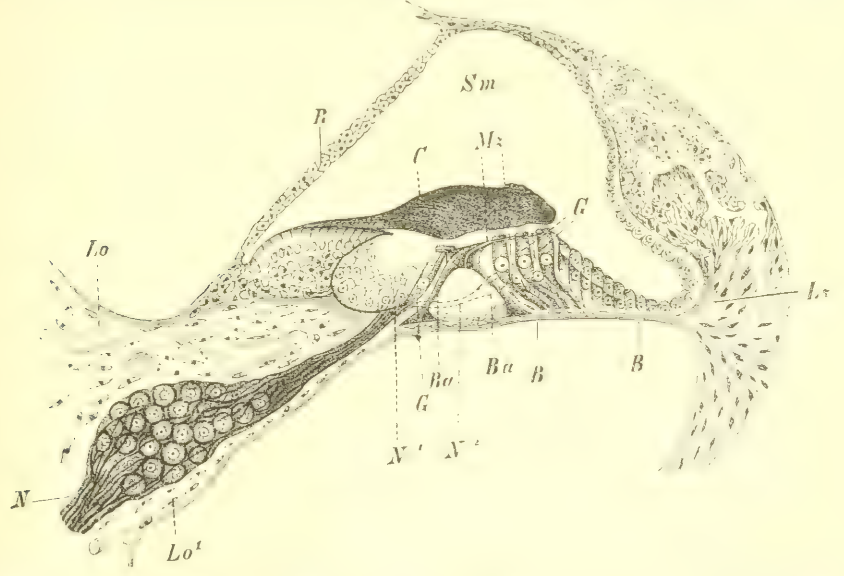


Fig. 248. Das CORTI'sche Organ nach LAVDOWSKY. *Lo*, *Lo*[1] Die beiden Platten der Lamina spiralis ossea, *N* Gehörnerv mit Ganglion, N^1, N^2 der in seine Endfibrillen sich auflösende und zu den Gehörzellen (*G*, *G*) tretende Nerv, *Ba*, *Ba* Bacilli oder Stützzellen, *Mz* Membrana reticularis, *C* CORTI'sche Membran, *Ls* Ligamentum spirale, in das die Basilarmembran ausstrahlt, *Sm* Scala media, *R* REISSNER'sche —, *B*, *B* Basilarmembran.

zweiblätterige Lamina spiralis ossea zu liegen. An dem freien Rand der letzteren treten sie hervor und strahlen auf der Innenfläche der Basilarmembran in ihre Endfibrillen aus. Diese treten an die Sinnes- oder Hörzellen heran, und letztere sind zwischen den resistenten Stütz- und Isolationszellen oder Bacilli wie in einem Rahmen ausgespannt. Von der Oberfläche der Bacilli aus zieht sich eine netzartig durchbrochene Haut (Membrana reticularis) lateral-

wärts, und in deren Maschen sind die Endborsten der Hörzellen eingelassen. Die Membrana reticularis betrachtet Ayers als ein Kunstproduct und erklärt sie für hervorgegangen aus der Abtrennung der obersten Zellkappen des Corti'schen Organes, welche zusammen eine perforirte Platte erzeugen. (Die Zahl der äusseren Hörzellen kann auf etwa 12000 veranschlagt werden.) Sie werden von einer, vielleicht als Dämpfer wirkenden, dicken Membran, der sog. Membrana tectoria[1]) s. Corti bedeckt, welche vom Labium vestibulare der Lamina spiralis ossea entspringt. Die Basilarmembran besteht in ihrer ganzen Ausdehnung aus hellen, fadenförmigen, sehr elastischen Fasern, deren man beim Menschen circa 16—20000 unterscheidet. Sie sind äusserst vibrationsfähig und können, da ihre Länge nach verschiedenen Regionen der Schnecke in ganz bestimmter Weise wechselt, als eine Art von Claviatur oder Harfe, d. h. als ein abgestimmter, der Klanganalyse fähiger Saitenapparat, aufgefasst werden, dessen Schwingungen auf die anlagernden Hörzellen übertragen und von dort mittelst der Nervenbahnen zum Gehirn fortgeleitet werden. So lautet die Helmholtz'sche Lehre, ob sie aber das Richtige trifft, ist eine andere Frage. Ich für meine Person wenigstens kann mich nicht damit befreunden und möchte viel eher eine durch die Endolymphe bedingte Beeinflussung der Endhaare der Neuroepithelien annehmen. Eine vom freien Zellende ausgehende, auf Protoplasma und Nerv sich fortsetzende, moleculare Bewegung erscheint mir nach Allem, was wir von der Endausbreitung eines Sinnesorganes wissen, ungleich plausibler.

Was die Gefässverhältnisse in der Säugethierschnecke anbelangt, so sind sie durch G. Schwalbe und O. Eichler vom Meerschweinchen und Menschen näher bekannt geworden. Die Scala tympani ist lediglich von venösen Gefässen umkreist („Scala venarum"), während die Scala vestibuli die arteriellen Gefässe birgt („Scala arteriarum"). Dadurch ist die nur durch die dünne Membrana basilaris vom Corti'schen Organ getrennte Scala tympani der Einwirkung arterieller Pulsationen, sowie überhaupt allen entotischen Erregungen vollständig entrückt; sämmtliche arteriellen Bahnen umkreisen also, wie oben schon erwähnt, die Scala vestibuli, welche ihrerseits vom Corti'schen Organe noch durch die Reissner'sche Membran und den Ductus cochlearis getrennt wird. Wenn nun schon hierin ein Schutzverhältniss gegenüber der Einwirkung von Blutgeräuschen zu erblicken ist, so erfährt dasselbe dadurch noch eine weitere Steigerung, dass sich die Arterien in ihrem Laufe ausserordentlich stark winden und Knäuel bilden, wodurch der Blutstrom an Druck und Geschwindigkeit starke Einbusse erleidet.

Das Gefässgebiet der Schnecke communicirt nirgends mit der Nachbarschaft, sondern ist ganz in sich abgeschlossen. Die Arteria auditiva, ein Ast des A. basilaris, dringt durch das im Grund des Meatus auditorius internus befindliche Foramen centrale in die Schneckenachse ein und findet von hier aus ihre Vertheilung in der Richtung

[1]) Die Membrana tectoria ist nach H. Ayers „in reality a hair band or field of long slender hairs which spring from the tops of the hair cells and form a waving plume on the crest of the ridge of the organ of Corti".

der Lamina spiralis ossea, sowie auch (vergl. oben) im Bereich der Scala vestibuli. Der venöse Strom fliesst ab entlang dem Aquaeductus cochleae et vestibuli.

Aeusseres Ohr.

Wie bei allen **Anuren**, so liegt auch bei den meisten **Sauriern** das Trommelfell noch ganz frei im Niveau der umgebenden Haut, bei einigen aber, wie z. B. bei Lacerta, Monitor und namentlich bei Ascalaboten, wird es von hinten her von einer kleinen, meist den vorderen Rand des Musculus digastricus einschliessenden Hautfalte ein wenig überdeckt, und dies ist der erste Beginn zur Bildung eines äusseren Gehörganges. Bei **Crocodilen** ist schon ein Fortschritt zu bemerken, insofern es zur Ausbildung einer durch Muskeln bewegten Hautklappe kommt. Auch bei **Vögeln**, wie z. B. bei Eulen, kann man von einer beweglichen, häutigen Klappe reden [1]).

Eine eigentliche Ohrmuschel (Auricula) tritt erst bei **Säugethieren** auf, und zwar besitzt bereits Echidna eine gut ausgebildete, wenn auch noch verhältnissmässig einfach gestaltete Ohrmuschel. Die Ohrmuschel sowohl wie der äussere Gehörgang entstehen bei allen Mammalia aus einer Anzahl von hügeligen Prominenzen, welche dem ersten und zweiten Kiemenbogenwulst aufsitzen und welche die äussere Oeffnung der hyoidealen Kiemenspalte (Spiraculum der Fische) begrenzen. Der ventrale Abschnitt der letzteren schliesst sich, der dorsale bleibt offen und wird zum Eingang des Meatus auditorius externus [2]). Jene Auricularhöcker werden, indem sie sich zu einem plumpen Ring zusammenschliessen, später zu den charakteristischen Protuberanzen der Ohrmuschel, wie sie in der menschlichen Anatomie unter dem Namen des Tragus, Antitragus, Helix, Anthelix etc. bekannt sind (W. His).

Im Laufe der letzten Jahre hat die Ohrmuschel des Menschen in morphologischer Hinsicht von Seiten G. Schwalbe's eine meisterhafte Darstellung erfahren, und ich lege die von dem genannten Autor gewonnenen Resultate dem Folgenden zu Grunde. Die menschliche Ohrmuschel ist ein so kunstvoll modellirtes Gebilde, dass der Gedanke an ein vollkommen verkümmertes Organ schon dadurch unstatthaft erscheint; dabei ist zu bemerken, dass sie bei verschiedenen Menschenrassen, Geschlechtern, Individuen, sowie in verschiedenen Altersstadien sehr bedeutenden Schwankungen (Anpassungen) unterliegt. Eine ge-

[1]) Die von Graff sogenannte „Schwellfalte" des äusseren Gehörganges vom Auerhahn verdient auf Grund der Schwalbe'schen Untersuchungen viel besser den Namen Drüsen- oder Gehörgangwulst.

Von einem beim letzten Abschnitt des Balzliedes von Seiten dieses Wulstes erfolgen sollenden Verschluss des Gehörganges kann keine Rede sein; es handelt sich vielmehr um eine im Dienst des Gehörganges stehende Hauttalgdrüse, welche Comparetti schon gekannt hat, und welche auch anderen Vögeln, vor Allem den hühnerartigen, zukommt.

[2]) Der Umstand, dass Auricularhöcker auch schon bei Schildkröten-Embryonen auftreten, also bei Thieren, welche im entwickelten Zustand gar kein äusseres Ohr besitzen, beweist, dass jene Bildungen älteren Datums sind, als das äussere Ohr selbst, das ja bei den Vögeln und Säugethieren aus den Auricularhöckern hervorgeht. Vielleicht lassen sich letztere, was ihre ursprüngliche Bedeutung anbelangt, mit den äusseren Kiemenanhängen, wie sie sich bei Amphibien finden, vergleichen (Schwalbe).

nauere Prüfung ergiebt jedoch, dass sich diese Variationen wesentlich in derjenigen Parthie der Ohrmuschel abspielen, welche frei nach oben oder nach hinten vom Kopf absteht. SCHWALBE nennt sie „Ohrfalte“ und stellt ihr die basale Region als „Ohrhügelzone“ gegenüber (Fig. 249, A).

Die Ohrhügelzone entspricht beim Menschen den sechs branchialen Auricularhöckern und umfasst, im Ohr des Erwachsenen aufsteigend,

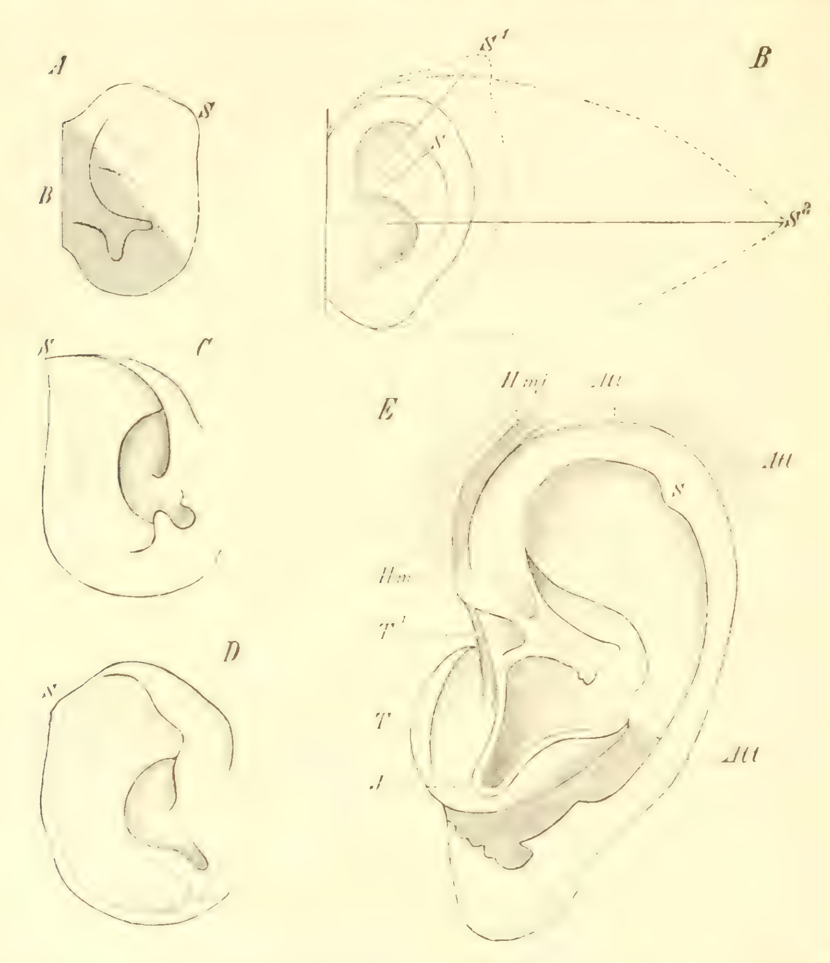


Fig. 249. **A** Ohrmuschel (Primatenform), an welcher die Ohrhügelzone schraffirt und die Ohrfaltenzone weiss gelassen ist. *B* Basis der Ohrmuschel. **B** Ohrmuschel des Menschen, des Pavian und des Rindes mit gleicher Basis aufeinander gezeichnet, *S* Spina, d. h. Ohrspitze des menschlichen, S^1 des Pavian- und S^2 des Rindsohres (homologe Punkte). Die von *S*, S^1, S^2 zum vorderen Ohreinschnitt gezogenen Linien bezeichnen die Höhenverhältnisse der drei Ohren. **C** Ohrmuschel von Macacus rhesus mit Ohrspitze (*S*) nach oben, **D** von Cercopithecus mit Ohrspitze (*S*) nach hinten, **E** Ohrmuschel des Menschen von der lateralen Seite mit den Muskeln: *Att* Attollens auriculae, *At* Antitragicus, *T* Tragicus, T^1 Inconstantes Bündel, welches sich vom M. tragicus zum Helixrand hinübererstreckt, *Hmj* M. helicis major, *Hm* M. helicis minor, *J* Incisura intertragica, *S* Umgerollte Ohrspitze (Spina). Den Figuren **A**—**D** liegen die SCHWALBE'schen Abbildungen, der Fig. **E** eine solche von HENLE zu Grunde.

Helix, Crus anthelicis inferius, Crus helicis, Tragus und Antitragus. Dieser Theil des Ohres ist im Vergleich mit dem des Affenohres nicht reducirt, dagegen ist die Ohrfalte des Menschen ein stark reducirtes Gebilde, welches eine Einrollung erfahren hat, wodurch der obere Helixrand, sowie auch zum Theil der Anthelix in bedeutender Weise beeinflusst wurde.

Es ist im Hinblick auf die Urgeschichte des Menschen von hohem Interesse, die variable, im Schwanken begriffene Ohrfaltenzone etwas näher ins Auge zu fassen.

Betrachten wir zunächst das stark bewegliche Ohr der Ungulaten, so finden wir, dass hier (Fig. 249 B) die Ohrfalte einen schönen Hörtrichter repräsentirt, welcher parallel der Ohrachse[1]) gestreckt ist und mit freier Spitze endigt.

Bei den Primaten ist, wie Fig. 249 C und D zeigt, die Ohrfalte bedeutend verkürzt und hat senkrecht zur Ohrachse gestellte Falten (Helix und Anthelix) aufgeworfen. SCHWALBE unterscheidet mit Rücksicht auf die freie Ohrspitze, von welcher bereits bei den Ungulaten die Rede war, bei den Affen zwei Formen: 1) die Macacus- oder Inuus-, und 2) die Cercopithecus-Form. Bei ersterer (Fig. 249 C), welche sich an die Form anlehnt, die der menschliche Embryo im vierten bis sechsten Monat besitzt, unterscheidet man einen frei entfalteten, im ganzen hinteren und oberen Gebiet nicht eingerollten Helixrand und stets an bestimmter Stelle eine deutliche Ohrspitze. Vom achten Monat an beginnt ein Reductionsprocess der Ohrfalte, welcher sich im Wesentlichen in Einrollung des Ohrrandes und in stärkerer Ausbildung des Anthelixsystemes ausprägt. Dabei rückt die Ohrspitze am hinteren Helixrand herab, ohne sich jedoch dabei einzurollen; und damit wird in der menschlichen Entwicklung die sogen. Cercopithecus-Form erreicht (Fig. 249 D).

Geschieht diese Einrollung, so entsteht die dritte Form, bei welcher sich die Ohrspitze nach vorne umklappt („DARWIN'sches Spitzohr"). Dies ist der gewöhnliche Fall beim Menschen, und dabei giebt es dann noch die allerverschiedensten Varietäten, bis zum völligen Verschwinden der Ohrspitze als eines frei hervorstehenden Theiles[2]).

Abgesehen nun von dieser Reduction, welche sich in der Verkümmerung der Ohrfalte ausspricht, zeigt die menschliche Ohrmuschel in ihrem Knorpel Rückbildungen. Erstens ist der Gehörgangsknorpel ursprünglich aus drei vollkommen getrennten, gegeneinander beweglichen Stücken zusammengesetzt (Beutelthiere); der kindliche Gehörgangsknorpel zeigt noch deutlich diesen Aufbau, obwohl eine vollständige Trennung, wie sie für das basale Stück BÜRKNER beschreibt,

---

[1]) Die Ohrachse oder morphologisch: Ohrlänge ist eine Linie, welche die wahre Ohrspitze (WOOLNER-DARWIN'sche Spitze, (Spina) mit der Incisura auris anterior verbindet. Als „Breite" des Ohrs gilt bei Mensch und Thier die Länge der angewachsenen Strecke („Ohrbasis"). Dies ist der zweite feste Punkt für die vergleichende Messung. Bezüglich des von SCHWALBE entworfenen Messungsschema verweise ich auf die Literatur.

[2]) Weitgehende Reductionen kann die Ohrfalte z. B. bei unterirdisch oder im Wasser lebenden Säugethieren erfahren. So ist z. B. das Rudiment einer Ohrmuschel bei einigen Walembryonen nachzuweisen. Die Vorfahren der heutigen Wale müssen demnach ein äusseres Ohr besessen haben, und da das Vorkommen eines solchen nur bei Landthieren denkbar ist, so liegt darin ein weiterer Beweis für die Abstammung der Cetaceen von landlebenden Placentalthieren (KÜKENTHAL).

von SCHWALBE nicht mit Sicherheit constatirt werden konnte. Die ursprünglich vollständig durchgreifenden Spalten zwischen den Knorpelstücken erhalten sich unvollkommen als Incisurae Santorini. Zweitens ist die mit dem übrigen Ohrknorpel vollständig verschmolzene, in ihrer Lage der freien Ohrspitze entsprechende „Spina helicis“ (Processus spinosus helicis) das Homologon eines bei vielen Säugern (Ungulaten, Carnivoren, Rodentia) selbstständigen Knorpelstückes, nämlich des sogenannten Scutulum (Clypeus, Rotula). Letzteres verschmilzt mit dem Hauptknorpel des Ohres bei den Halbaffen, Affen und beim Menschen[1]).

Muskeln des äusseren Ohres.

Alle Muskeln des äusseren Ohres werden vom N. facialis versorgt.

Schon bei Crocodilen handelt es sich, wie KILLIAN gezeigt hat, um einen Heber und Senker der Ohrklappe. Ersterer entspricht jenen hinter und über der Ohrmuschel liegenden kleinen Muskeln der Säuger, welche man als Retrahens und Attollens auriculae bezeichnet. Dazu kommt aber bei den Mammalia noch ein Vor- oder Anzieher, ein Attrahens auriculae. Diese Muskeln, welche zur mimischen Muskulatur gehören, finden sich in wechselnd starker Ausbildung auch beim Menschen, sie fallen aber hier schon unter den Begriff der rudimentären Organe, und ihr regressiver Charakter ist selbstverständlich mit dem oben geschilderten Verhalten der Ohrmuschel in Verbindung zu bringen.

Ein Theil dieser Muskeln greift auf eine grössere Strecke der Ohrmuschel über und geht hier weitere Differenzirungen ein. Dies gilt z. B. für einige vom Retrahens auriculae sich ablösende Bündel, aus welchen der der stark eingerollten Muschelparthie angehörige und deshalb sehr rudimentäre M. transversus und obliquus auriculae (M. auricularis proprius, RUGE) hervorgeht.

Aus den bei gewissen Säugern (mit noch isolirtem und beweglichem Scutulum) vorhandenen Mm. scutulo-auriculares (Theil des M. depressor helicis, RUGE) geht der menschliche M. helicis major und der sehr oft fehlende M. trago-helicinus (pyramidalis) hervor. Der M. helicis minor, tragicus, antitragicus und der dem Gehörgangknorpel angehörige M. incisurae Santorini sind eigentliche, zum Hauptknorpel der Muschel allein gehörige Muskeln (Mm. auriculares proprii).

Diese vier Muskeln gehören der nicht verkümmerten Ohrhügelzone der Muschel an und theilen deshalb bezüglich ihres constanten Auftretens den conservativen Charakter derselben.

Alles in Allem betrachtet, handelt es sich bei den Binnenmuskeln der Ohrmuschel um alte Reste eines ursprünglich auf die Oeffnung und Schliessung, bezw. Erweiterung und Verengerung des Ohrtrichters und äusseren Gehörganges berechneten Apparates.

---

[1]) In seltenen Fällen kann das Scutulum auch beim Menschen getrennt bleiben. Das sogenannte Ohrläppchen (Lobulus auriculae), eine knorpellose, fetthaltige Hautfalte tritt zum erstenmal bei Anthropoiden in die Erscheinung. Es unterliegt beim Menschen zahlreichen Form- und Grösseschwankungen, und wird nicht selten gänzlich vermisst.

Bezüglich der Function der Ohrmuschel sagt KESSEL: „Diese bildet mit dem knorpeligen Gehörgang ein verschiebbares Hörrohr mit eigenartigen Vorrichtungen. Die Gruben der Ohrmuschel wirken nämlich als Resonatoren für bestimmte Geräusche, was sich beim Anblasen derselben direct wahrnehmen lässt. Man hört dann Geräusche von verschiedener Tonhöhe. Die kleinen Ohrmuschelmuskeln sind dazu da, um die Gestalt der Resonatoren zu ändern. Die Ohrmuschel verstärkt also Geräusche und hat den Zweck, vor Allem die Richtung zu bestimmen, wo sie herkommen. Auch der Eingang in den Gehörgang ist beweglich, um Schallstrahlen in verschiedener Richtung eindringen zu lassen."

F. Organe der Ernährung.

Darmcanal und seine Anhänge[1]).

Der Darmcanal (Tractus intestinalis) stellt eine mit der Mundöffnung[2]) beginnende, den Leibesraum (Cölom) durchziehende und mit dem After endigende Röhre dar. Die Wandungen bestehen aus mehreren Schichten, die sich jedoch in ihrer Zahl an verschiedenen Körperstellen verschieden verhalten. Durch die ganze Länge des Darmcanales hindurch erstreckt sich die als innere Auskleidung dienende Schleimhaut (Mucosa), sowie die nach aussen davon liegende Muskelschicht. Die erstere besteht aus einem dem Entoderm entstammenden epithelialen Blatt und aus Bindegewebe. Letzteres geht allmählich in die locker gewebte Submucosa über, und diese vermittelt ihrerseits die Verbindung mit den unterliegenden Theilen, wie z. B. mit den Muskeln.

Das Schleimhautepithel kann als das specifische Darmblatt bezeichnet werden, aus welchem zahlreiche Drüsen ihren Ursprung nehmen.

Die zum weitaus grössten Theil aus glatten Elementen bestehende

[1]) Bezüglich der Anlage des Darmrohres, des Ductus neuro-entericus und der Ernährungsverhältnisse des Embryos verweise ich auf die entwicklungsgeschichtliche Einleitung, sowie auf das über die Beziehungen zwischen Mutter und Frucht handelnde Capitel.

[2]) Was die Urgeschichte des Mundes anbelangt, so liegt sie noch keineswegs klar, doch mehren sich die Anzeichen dafür, dass er als eine secundäre Erwerbung, d. h. als ein Neostoma, welchem früher ein Palaeostoma vorherging, aufzufassen ist. Der alte Mund aber steht wieder zu der Urgeschichte der Hypophyse in allerengster Beziehung, wie ich dies in der Einleitung zum Gehirn des Näheren erläutert habe. Ueber diese interessanten Fragen, sowie auch über die von einigen Autoren vertretene Ansicht, dass der neue Mund aus dem Zusammenfluss eines Kiemenspaltenpaares hervorgegangen sei, vergl. die Schriften von DOHRN, KUPFFER und Miss PLATT.

Was die Entstehung des Afters anbelangt, so geht derselbe bei den Amphibien aus dem hinteren Ende des Blastoporus hervor, aus dem vordern Ende wird der Canalis neurentericus. Dasselbe gilt für Ammocoetes. Bei Sauropsiden bildet sich der Anus aus einem Theil des Primitivstreifs, und auch bei Säugethieren ist seine Entstehung aus dem hinteren Theil des Primitivstreifens sicher nachgewiesen: aus dem vorderen Theil entsteht der Canalis neurentericus.

In diesen Thatsachen liegt, wie KEIBEL mit Recht betont, der untrüglichste Beweis dafür, dass der Primitivstreifen der Säuger, und zwar allein der Primitivstreifen, dem Blastoporus der Amphibien entspricht. Weiter erhellt daraus, dass der Anus das älteste Organ darstellt, während der definitive Mund als eine verhältnissmässig späte, secundäre Bildung zu betrachten ist.

Muskelschicht zerfällt in der Regel in eine äussere Längs- und eine innere Querlage; sie sorgt für die Peristaltik, d. h. bringt den Nahrungsstoff mit der gesammten epithelialen Innenfläche des Darmes in möglichst innige und allseitige Berührung und schafft die nicht resorbirbaren Stoffe aus dem Körper hinaus.

Nur am Anfangs- und Endstück des Darmrohres findet sich quergestreifte, unter dem Einfluss von Gehirn- resp. Spinalnerven stehende Muskulatur.

Zu diesen drei Schichten der Darmwand kommt noch eine äussere, accessorische Umhüllungshaut, das **Bauchfell** (Peritoneum). Dies ist eine seröse, an ihrer freien Fläche mit Plattenepithelien überzogene Membran, welche den ganzen Leibesraum auskleidet, denselben zu einem grossen Lymphraum gestaltet und von der Körperinnenwand auf die inliegenden Eingeweide übergreift. So kann man ein wandständiges (parietales) und ein inneres (viscerales) Blatt unterscheiden. Der Uebergang zwischen beiden wird durch das aus zwei Blättern bestehende **Mesenterium** dargestellt, und dieses dient nicht nur als Aufhängeapparat, sondern auch als Leitband für die von der Wirbelsäulengegend auf die Eingeweide übertretenden Gefässe und Nerven. Letztere entstammen weitaus ihrer grössten Masse nach dem sympathischen System. Es handelt sich also, wie wir gesehen haben, um ein grosses, von der Körperinnenwand ausgehendes Faltensystem, in das die Viscera gewissermassen eingestülpt sind.

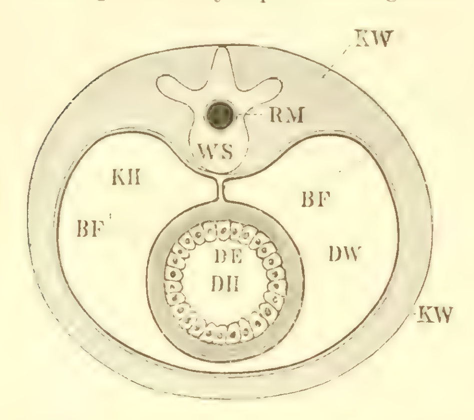


Fig. 250. Querschnitt durch den Wirbelthierkörper. Schema. *KW* Körperwand, *DW* Darmwand, *KH* Körperhöhle, *DH* Darmhöhle, *DE* das Darmepithel, *BF* das Bauchfell, welches den Leibesraum auskleidet, bei *BF*[1] den Darm überzieht und ihn an der Rückwand des Körpers befestigt, *WS* Wirbelsäule und *RM* Rückenmark im Querschnitt.

Die Verlagerungen, welche der Darm während seiner Entwicklung erfährt, beruhen im Wesentlichen auf seinem Eigenwachsthum, wie auch auf der Beeinflussung seitens benachbarter consistenterer Organe, welche eine räumliche Beschränkung bezw. Verschiebung desselben bedingen können. Eine weitere grosse Rolle spielt, wie dies am klarsten aus den Untersuchungen von H. Endres (s. d. Literaturverzeichniss) hervorgeht, die Beschaffenheit des mesenterialen Haftapparates und speciell die Bewegungsfähigkeit, welche dadurch dem Darm gewährt wird. Die Bewegungsfähigkeit aber wird unter Anderem wieder durch die Gekrösgefässe modificirt. Die im Laufe der Phylogenese erfolgende Zunahme der relativen Darmlänge bewirkt, wie dies am Schlusse dieses Capitels genauer ausgeführt werden wird, eine Complication des Gekrös-Verlaufes und -Ursprunges, bedingt aber zugleich auch eine Reduction bezw. Concentration der ursprünglich selbständig entspringenden und metamer angeordneten Gekrösgefässe (s. später).

Der vorderste Abschnitt des primitiven Darmrohres fungirt ebenso als **Nahrungsweg** wie auch als **Athmungshöhle**, und zwar beruht das

Zustandekommen der letzteren auf folgenden zwei Einrichtungen. Es bildet sich eine Reihe hintereinander liegender taschenartiger Ausstülpungen der Schleimhaut, gegen welche sich das Ektoderm einsenkt, und welche schliesslich nach aussen durchbrechen. Zwischen den so gebildeten Oeffnungen liegen die uns vom Kopfskelet her bekannten Visceralbögen, in deren Bereich gewisse Einrichtungen des Gefässsystemes entstehen, mittelst deren das vorbeiströmende Wasser einem beständigen Gaswechsel unterworfen wird. Kurz, es kommt zur Entwicklung von **Kiemen**.

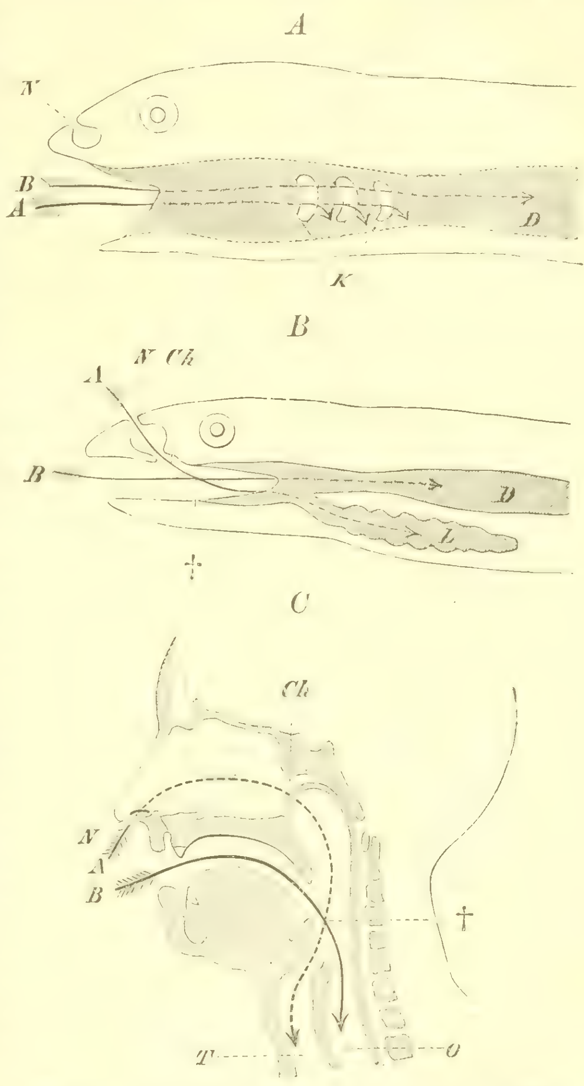


Fig. 251. Schematische Darstellung des Munddarmes der Fische (**A**), Amphibien, Reptilien (Vögel) (**B**) und Säuger (**C**). *N* Eingang in die Nasenhöhle, *Ch* Choanen (hintere Nasenlöcher), *D* Darm, *K* Kiemenlöcher, *L* Lunge, *T* Trachea, *O* Oesophagus. Der mit *A* bezeichnete Pfeil deutet den Luft-, der mit *B* bezeichnete den Nahrungsweg an. Das † zeigt die Kreuzungsstelle beider an.

Wenn auch die Kiemen nur bei Fischen, Dipnoërn und wasserlebenden (bezw. bei Larven von) Amphibien eine physiologische Rolle spielen, so stellt doch auch bei höheren Wirbelthieren, ehe es bei ihnen zur Bildung eines eigentlichen Gaumens kommt, der hinter den Choanen liegende, grosse Abschnitt des Cavum oris et pharyngis einen gemeinsamen Luft- und Nahrungsweg dar (Fig. 251 A—C).

Mit der Schaffung eines eigentlichen Gaumens (Mehrzahl der Amnioten) scheidet sich die primitive Mundhöhle in ein oberes respiratorisches und ein unteres nutritives Cavum oder in eine Nasen- und in eine secundäre oder definitive Mundhöhle. Allein diese Trennung ist auch bei den höchsten Wirbelthieren, wie bei den Säugern (Fig. 251 C), keines-

wegs eine absolute, insofern in jenem zweiten Abschnitt des Vorderdarmes, den man mit dem Namen des Schlundkopfes (Pharynx) bezeichnet und der bei Säugethieren und Crocodiliern[1]) durch eine häutig-muskulöse Falte, d. h. durch den sogenannten weichen Gaumen[2]), von der Mundhöhle getrennt ist, Luft- und Nahrungsweg wieder eine Strecke weit gemeinsam sind. Erst vom Eingang in den Kehlkopf an sind und bleiben dann beide definitiv geschieden.

Der Darmcanal sämmtlicher Wirbelthiere zerfällt — und dies Verhalten[3]) muss phylogenetisch

Fig. 252. Schematisches Uebersichtsbild über den gesammten Tractus intestinalis des Menschen. *Gls* Glandulae salivales, *Ph* Pharynx, *Gl.th* Glandula thyreoidea, *Gl.thy* Glandula thymus, *Lg* Lunge, *Oe* Oesophagus, *Z* Zwerchfell, *Mg* Magen, *Lb* Leber, *Pa* Pankreas, *Dd* Dünndarm (Mitteldarm), *Vic* Valvula ileo-colica, *Pv* Processus vermiformis, *Ca* Colon ascendens, *Ct* Colon transversum, *Cd* Colon descendens, *R* Rectum, *A* Anus.

[1]) Bei Crocodilen besteht die Falte nur aus fibrösem Gewebe. Ein Zäpfchen (Uvula) kommt in guter Ausprägung nur dem Menschen und einigen Affen zu; doch scheinen auch bei der Giraffe und dem Kameel Spuren davon zu existiren. Bezüglich der Entstehung der Uvula muss auf die Arbeit von Gegenbaur über die Epiglottis verwiesen werden. Es mag genügen, hier hervorzuheben, dass es sich bei jenem Organ um keine locale Bildung, d. h. um kein Hervorwachsen handelt, sondern dass dasselbe aus einer Sonderung des gesammten Velums hervorgeht, wobei seitlich davon sich abspielende Processe (mindere Ausbildung der Pharynxbogen) in Betracht kommen. Auch die Anlage der Tonsillen spielt dabei eine gewisse Rolle.

[2]) Im Bereich des weichen Gaumens entwickeln sich Muskeln, die auch zur Tuba Eustachii in allernächster Beziehung stehen. Sie lassen sich schon bei Vögeln nachweisen, und documentiren sich deutlich als Abkömmlinge der unter der Herrschaft des III. Trigeminus stehenden Kiefermuskeln, d. h. speciell des M. pterygoideus internus. Es handelt sich um den die Tuba Eustachii eröffnenden Tensor veli palatini, welcher mit dem derselben Quelle entstammenden Tensor tympani in Verbindung stehen kann.

Die Beziehungen der übrigen Gaumenmuskeln zur Tuba sind mehr untergeordneter Natur, wogegen ihr Verhältniss zum Gaumensegel im Vordergrund steht. Es handelt sich dabei um den Levator veli und den sogenannten Azygos uvulae. Ersterer entstammt dem M. palato-pharyngeus, dieser ist ein Derivat des M. constrictor pharyngis superior, und so lässt sich der Levator veli mittelbar auf diesen Schlundkopfschnürer zurückführen.

[3]) Dafür spricht das allgemeine Vorkommen einer Pylorusklappe als Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm, sowie die weite Verbreitung eines „Coecums“ als Grenze von Mittel- und Enddarm (H. Klaatsch).

sehr weit zurückdatiren — in drei Hauptabschnitte, nämlich in den **Vorder- Mittel-** und **Hinterdarm**. Ersterer reicht bis zur Einmündung des Gallenausführganges der Leber und lässt sich wieder in vier Unterabtheilungen zerlegen: in den Mund- oder Kopfdarm (Cavum oris), in den Schlundkopf (Pharynx), den Schlund (Oesophagus) und (falls ein solcher ausgebildet ist) in den Magen (Ventriculus). Der stets den grössten Abschnitt darstellende Mitteldarm steht mit seinem Anfangsstück in wichtigen Beziehungen zur Leber (Hepar, Jecur) und zur Bauchspeicheldrüse (Pankreas). Er wird in der menschlichen Anatomie als Intestinum tenue (Dünndarm) oder auch als Jejunum und Ileum bezeichnet. Der Hinterdarm, das Intestinum crassum (Dickdarm) s. Colon der menschlichen Anatomie, kann in einen solchen im engeren Sinne und in einen End- oder Afterdarm (Rectum) zerfallen. Zwischen Vorder- und Mitteldarm, sowie zwischen diesem und dem Hinterdarm findet sich in der Regel eine stärkere, als Sphincter wirkende Anhäufung der Muskulatur (Valvula pylorica und Valvula ileocolica s. Bauhini).

Der Verlauf des Darmcanales kann ein gerader oder mehr oder weniger gewundener sein. Im ersteren Falle handelt es sich, wie das Verhalten des Amphioxus, der Cyclostomen und Dipnoër beweist, um primitive Verhältnisse, im letzteren Falle dagegen wird es sich, worauf oben schon hingewiesen wurde, um eine bedeutendere Ausdehnung desselben und in Folge dessen um eine Vergrösserung der resorbirenden, verdauenden Fläche handeln [1].

Eine nicht unerhebliche Steigerung dieses Verhaltens resultirt aus der häufig zu beobachtenden Erhebung der Mucosa zu Falten, Zotten und Papillen.

Ein Blick auf die Fig. 252 erläutert den dem menschlichen Tractus intestinalis und seinen Anhangsgebilden zu Grunde liegenden Bauplan. Alle jene Anhangsgebilde nehmen ihre erste Entstehung vom Darmepithel aus, sie sind also epithelialer Abkunft und stellen entweder zeitlebens drüsige Organe dar oder bilden sie sich wenigstens nach dem Typus von Drüsen. Mesodermale Elemente treten erst secundär dazu.

Vom Munddarm angefangen, lassen sich folgende Appendicularorgane des Darmes unterscheiden:

1) **Speicheldrüsen** (Glandulae salivales) (Fig. 252 *Gls*).
2) **Schleimdrüsen** (Glandulae muciparae).
3) **Die Schilddrüse** (Glandula thyreoidea) (*Gl.th*).
4) **Die Thymusdrüse** (Glandula thymus) (*Gl.thy*).
5) **Die Lungen** (Pulmones) (Schwimmblase) (*Lg*).
6) **Die Leber** (Hepar s. Jecur) (*Lb*).
7) **Die Bauchspeicheldrüse** (Pankreas) (*Pa*).

Dazu kommen noch die in die Darmwand eingebetteten **Magen-** und **Darmdrüsen** (Pepsin-, Lieberkühn'sche Drüsen etc.).

[1]) Bei den Embryonen von Lepidosteus bildet sich ein lang sich ausziehender Saugapparat, und auch die Jugendstadien der Acipenseriden zeigen Andeutungen davon. Später gehen bei letzteren aus der betreffenden Kopfgegend die Barteln hervor.

Vorderdarm.

1) Munddarm.

Abgesehen von Amphioxus und den Cyclostomen, wovon ersterer einen von Cirrhusstäben, letztere einen von einem Knorpelring umgebenen Mundeingang, d. h. einen Saugmund, besitzen, sind alle übrigen Vertebraten mit **Kieferbildungen** ausgerüstet[1].

Eigentliche, d. h. mit Muskeln versehene **Lippenbildungen** finden sich erst bei Säugern, und der zwischen ihnen und dem Kieferrand existirende Raum wird als Vorhof des Mundes (Vestibulum oris) bezeichnet. Er kann sich zu sog. Backentaschen aussacken, welche als Aufbewahrungsort für die Nahrung dienen (viele Affen und Nager).

Die fleischigen Lippen der Säugethiere, in Gemeinschaft mit den Backen sowie mit der beweglichen muskulösen Zunge ermöglichen das Saugen und stehen auch in wichtiger Beziehung zur articulirten Sprache des Menschen. Die Cetaceen und Monotremen sind die einzigen Säugethiere, welche der Lippenbildungen gänzlich entbehren; ja bei den Monotremen sind die Kieferränder, ähnlich wie bei Vögeln und Cheloniern, mit einer Hornscheide bekleidet (s. später).

Die **Organe der Mundhöhle** zerfallen in drei Abtheilungen, welche die **Zähne**, die **Drüsen** und die **Zunge** in sich begreifen.

Zähne.

Am Aufbau der Zähne betheiligt sich das äussere und das mittlere Keimblatt. Das Mundepithel wuchert, wie dies später noch genauer ausgeführt werden wird, in die Tiefe, bildet hier die sogenannte Zahnleiste oder den Schmelzkeim und trifft auf kuppelförmige Fortsätze des submucösen Bindegewebes, die man als Zahnkeime oder Zahnpapillen (Papillae dentium) bezeichnet.

[1]) Wie Balfour zuerst bei Teleostiern und Selachiern nachgewiesen hat, findet in einer gewissen Entwicklungsperiode derselben eine vollständige Obliteration des Oesophagus-Lumens statt, sodass die Speiseröhre vorübergehend einen ganz soliden Zellstrang darstellt. Dieses Vorkommniss beschränkt sich nun aber, wie P. de Meuron constatirt hat, nicht etwa nur auf jene Fischgruppe, sondern es findet sich, vielleicht mit Ausnahme der Säugethiere, bei den Embryonen sämmtlicher Wirbelthiere.

So wurde ein temporärer Oesophagusverschluss nachgewiesen bei Frosch- und Krötenlarven, bei Eidechsen- und Vogel- (Hühnchen-)Embryonen. Bei den beiden letzteren erscheint der Oesophagus übrigens stellenweise canalisirt oder er besitzt (beim Hühnchen) in seiner distalen Parthie sogar auf eine gewisse Strecke ein doppeltes Lumen.

Nach J. W. van Wijhe ist dieser Vorgang auf die rege Zellproliferation zurückzuführen, welche bei der Anlage des Vorderdarmes stattfindet. Die Vermehrung der Zellen ist anfangs stärker, als zur Verlängerung des Oesophagus nothwendig ist; die überschüssigen Zellen werden in das Innere desselben gedrängt, verstopfen sein Lumen und bilden ein Reservematerial, welches später, wenn die Proliferation weniger stark ist, auseinanderrückt, sodass wieder ein Lumen im Oesophagus erscheint. Die Verstopfung dient wohl auch dazu, zu verhindern, dass Dotterblättchen durch den Mund nach aussen treten.

Aehnliche Vorgänge spielen sich auch im hinteren Ende des Mitteldarmes bei Selachiern ab, in Folge dessen wird wohl der in dem cloakalen Darmabschnitt sich aufspeichernde Harn nicht in den Verdauungsabschnitt gerathen können (van Wijhe).

Beide Gewebselemente treten bald in innige Berührung miteinander und lassen in Folge eines sehr complicirten Differenzirungsvorganges die einzelnen Schichten des Zahnes aus sich hervorgehen. Diese sind, von dem freien Ende des Zahnes, d. h. der Zahnkrone, nach der Tiefe (Zahnwurzel) gezählt, folgende: der Zahnschmelz, das von einem feinen Canalsystem durchzogene Zahnbein (Elfenbeinsubstanz) und die Cementsubstanz (Fig. 254).

Die im Zahnfleisch steckende Zahnwurzel besitzt an ihrem unteren Ende eine kleine Oeffnung, und diese führt in die Zahn- oder Pulpahöhle hinein (Fig. 254). Im Innern finden sich Gefässe und Nerven.

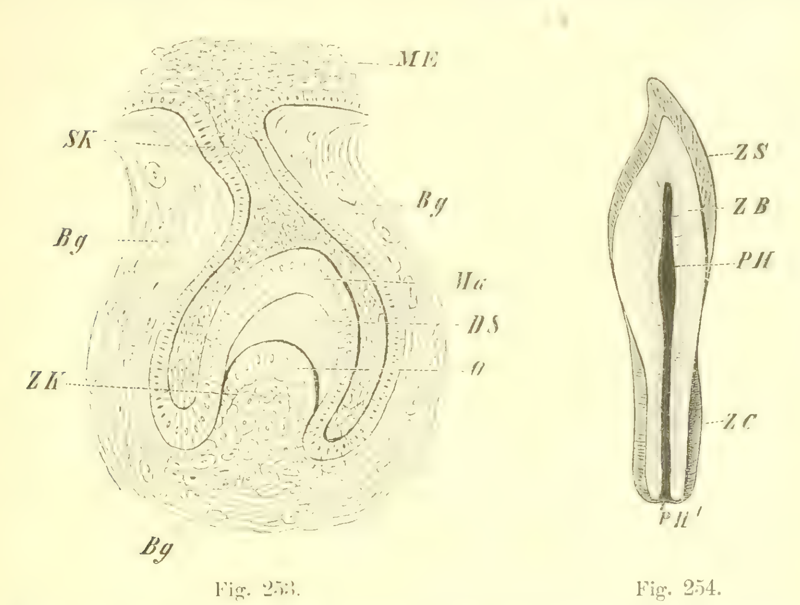


Fig. 253. Entwicklung eines Zahnes. *ME* Mundepithel, *SK* Schmelzkeim, *ZK* Zahnkeim, *Ma* Membrana adamantina, *O* Odontoblasten, *DS* Dentinschicht, *Bg*, *Bg* Bindegewebe, welches das Zahnsäckchen liefert.

Fig. 254. Längsschnitt durch einen Zahn, halbschematisch. *ZS* Zahnschmelz, *ZB* Zahnbein (Elfenbeinsubstanz), *ZC* Zahncement, *PH*[1] Eingang in die Pulpahöhle *PH*.

Ich gebe nun im Folgenden einen Ueberblick über die Entwicklung der Zähne bei den einzelnen Hauptgruppen der Wirbelthiere und lege dabei zum grossen Theil die Arbeiten von C. Röse zu Grunde.

Bei sämmtlichen niedrigen Vertebraten bis herauf zu den Urodelen, ja sogar auch noch bei Sauropsiden und selbst beim Menschen entwickeln sich die ersten Zahnanlagen in Form von typischen, über das Niveau der Schleimhaut hervorragenden Papillen. Erst bei weiterem Wachsthum sinken diese Papillen mehr und mehr in die Schleimhaut ein und zwar derart, dass ihre epitheliale Umhüllung, die hier wie überall in der Vertebratenreihe formbildende und das Zahnwachsthum regulirende Schmelzmembran, nicht mehr unmittelbar einen Theil des Mundhöhlenepithels bildet, sondern mit diesem nur noch durch die Zahnleiste zusammenhängt. Es ist jetzt gleichsam der die Zahnpapillen tragende Theil des Epithels wegen Raummangels von der Ober-

fläche in die Tiefe der mesodermalen Schleimhaut hineingewuchert und stellt nun die sogenannte Zahnleiste dar, an der sich alle folgenden Ersatzzähne ungestört in der Tiefe entwickeln können, um erst nach ihrer nahezu völligen Entwicklung an die Oberfläche durchzubrechen.

Nach O. HERTWIG beruht die Bildung der Belegknochen der Mundhöhle auf einer Verwachsung der die Zähne tragenden Sockel- oder Basalplatten. Dieser Process, wodurch die zuvor locker in der Schleimhaut befestigten Zähne einen festeren Halt erhielten und gebrauchstüchtiger wurden, lässt sich an den Larven der Urodelen, wo die Verschmelzung der Cementbildungen direct zu beobachten ist, sicher erweisen. Bei Anuren, bei welchen durch die Entwicklung der in Anpassung an die vegetabilische Larvennahrung sich bildenden Hornkiefer[1]) die Zahnentwicklung gefälscht cänogenetischer Prozess), sowie bei Amnioten, wo dieselbe durch das lange Eileben abgekürzt wird, erscheint nun aber jenes ursprüngliche Verhalten bereits verwischt, und es ist anzunehmen, dass hier eine ganze Anzahl der ursprünglich vorhanden gewesenen ersten Zahnreihen in Folge jener Anpassungserscheinungen unterdrückt wurde. In Folge dessen bilden sich hier die ersten Zähne später als die Kieferknochen, um dann secundär mit denselben zu verwachsen. HERTWIG's Hypothese, so viel Wahrscheinlichkeit sie auch für sich hatte, entbehrte also einer sicheren Grundlage, so lange es nicht möglich war, auch bei höheren Vertebraten einmal einen ähnlichen Modus der Zahnentwicklung zu finden, wie er bei Selachiern und Urodelen vorkommt.

Diesen Nachweis an Crocodil-Embryonen geführt zu haben, ist das Verdienst von C. RÖSE. Auch hier zeigt sich nämlich die erste Zahnanlage in Form von freien, über die Oberfläche der Mucosa oris hervorragenden Papillen zu einer Zeit, wo noch keine Spur einer Knochenbildung vorhanden und auch der MECKEL'sche Knorpel noch nicht deutlich ausgebildet ist. In einem späteren Stadium hat sich an der Spitze der (meist zweispitzigen) Papille eine dünne Schicht von Dentin abgelagert, und darüber eine homogene zarte Schmelzschicht. Zwischen je zwei benachbarten Zähnchen ist das Mundhöhlenepithel in Form einer flachen Leiste verdickt, und man kann darnach schon eine Zahnleiste erkennen. Dieselbe erhebt sich jedoch zum Theil frei auf der Oberfläche des Epithels und ist nicht gänzlich in die Tiefe der Schleimhaut eingesunken.

[1]) Hornzähne und Dentinzähne laufen in ihrer Ontogenese zuerst ganz parallel, um dann aber später diametral auseinander zu gehen. Beide entstehen aus einer Anhäufung indifferenter Epithelzellen. Während aber die Hornzähne auch fernerhin immer rein epithelialer Natur bleiben und durch den auch sonst im Thierreiche weit verbreiteten Verhornungsprocesss der Epithelzellen entstehen, ist es gerade das Wesen der Dentinzähne, dass bei ihrer Bildung eine bindegewebige Papille von dem epithelialen Organ umwachsen wird. Während also die ganze Masse des Hornzahnes epithelialer Herkunft ist, giebt beim Dentinzahne das Epithelorgan, abgesehen von der nicht überall vorhandenen Schmelzablagerung, nur die Form, die Matrize für den künftigen Zahn ab, dessen Hauptmasse mesodermaler Herkunft ist. Der Vergleich eines Dentinzahnes mit einer grossen Hautpapille ist durchaus correct, selbst für die bewurzelten Zähne, denn auch bei der Bildung der Wurzeln von Säugethier- und Menschenzähnen ist eine epitheliale Umgrenzung des Bindegewebezapfens der Pulpa in Form der HERTWIG'schen Epithelscheide vorhanden. Die epithelialen Gewebesreste, wie sie sich innerhalb der Alveole in der Umgebung der Zahnwurzeln beim Menschen finden, und von MALASSEZ beschrieben wurden, sind lediglich Ueberreste der früheren Epithelscheide (C. RÖSE, A. v. BRUNN).

Während die Dentinlage der embryonalen Zähne sich verdickt, entstehen an der Basis der Papille und weiterhin im Kiefer durch directe Verknöcherung des Bindegewebes die ersten zarten Knochenbälkchen. Diejenigen an der Basis der Papille verschmelzen mit dem Dentinscherbchen und bilden nun dessen Cementsockel, welcher da und dort mit dem Kieferknochen in Verbindung steht. Das ganze Zähnchen bis herab zum Cement wird umhüllt von dem epithelialen Mantel der früheren Papille, der HERTWIG'schen Epithelscheide. Hinter dem letzten in Ausbildung begriffenen Zähnchen erstreckt sich die oben erwähnte primäre Zahnleiste, allmählich flacher werdend, noch eine Strecke nach hinten und verliert sich zuletzt im Mundhöhlenepithel.

Allmählich wuchert die Zahnleiste, an ihrer Innenseite einen welligen Rand erzeugend, in die Tiefe und wird so zur eigentlichen (secundären) Zahnleiste. Diese schwillt nun ganz ähnlich, wie dies für alle Amnioten gilt und wie dies später genauer ausgeführt werden wird, an gewissen Stellen kolbig an und umwächst einen Bindegewebszapfen, die Zahnpapille, die Dentin bildende Zahnpulpa. Stets — und dies gilt für die Bildung aller echten Dentinzähne — ist das Epithel, und nicht das Mesodermgewebe das active, formgebende Element.

Somit handelt es sich bei den eine phyletisch sehr alte Form repräsentirenden Crocodilen[1]) um zwei Typen von Zahngenerationen, um einen ersten, welcher Anknüpfungen erlaubt nach unten, zu dem primitiven Bildungsmodus der Zähne der Anamnia, und um einen zweiten, welcher die Verbindung mit den Amnioten vermittelt. Die erste Zahngeneration, welche aus viel kleineren Zähnchen besteht, als die zweite Generation, tritt niemals in Function, durchbricht auch niemals das Zahnfleisch, sondern wird noch während des Eilebens, bevor die Zähne der zweiten Generation durchbrechen, resorbirt.

Die in Alveolen steckenden Crocodilzähne unterscheiden sich von einspitzigen Säugethierzähnen im Wesentlichen nur dadurch, dass ihr Wurzelwachsthum noch nicht vollendet ist, sondern auf einer niedrigeren Stufe mit noch weit offenem Foramen apicale stehen geblieben ist. Im Uebrigen ist der Bau principiell der gleiche. Der grosse Fortschritt der Bezahnung der Crocodile anderen Reptilien gegenüber besteht darin, dass beim Zahnwechsel (die Zahnleiste bleibt zeitlebens functionsfähig) ein geringerer Stoffverbrauch stattfindet, indem nur der Zahn resorbirt und ausgestossen wird und nicht auch der grösste Theil des knöchernen Zahnsockels, wie bei den niederen Vertebraten (C. RÖSE).

Bei den übrigen Reptilien (Schlangen, Blindschleichen, Lacertilier) verläuft die Zahnentwicklung folgendermassen. Auch hier findet sich ursprünglich eine dem Kieferrand aufgelagerte, das Niveau des übrigen Mundhöhlenepithels überragende primäre Zahnleiste, die aber bald ins Kiefermesoderm einwächst. Primitive Zahnanlagen in Form von frei hervorstehenden Papillen fand C. RÖSE bis-

[1]) Dies Verhalten erinnert an gewisse fossile Formen, wie z. B. an Archegosaurus und die Zahnvögel der Kreide, welche einen Zahntypus besassen, wie er heute auf die Crocodile beschränkt ist.

her nur in einem Falle bei Anguis fragilis[1]). Die übrige Entwicklung geschieht ganz nach dem Typus der Säugethiere, mit dem einzigen Unterschied, dass hier die Lippenfurchenleiste (siehe später) nur unvollkommen angelegt wird, und ferner, dass die Abschnürung des Schmelzorgans von der gemeinsamen Zahnleiste meist nicht so vollständig erfolgt, wie bei Crocodilen und Säugern. Unterhalb der bleibenden Verbindungsbrücken wächst die Zahnleiste als Ersatzleiste weiter und umwächst an bestimmten Stellen die Papillen der nächsten Zahnreihe. Wann die Zähne der ersten Reihe abgenützt und zusammt einem grossen Theile ihres knöchernen Sockels resorbirt worden sind, so treten die Ersatzzähne der zweiten Reihe an ihre Stelle, verwachsen wieder mit dem Knochen, functioniren eine Zeit lang und werden dann durch die Zähne der dritten Reihe ersetzt. Auf diese Weise wechseln die Zähne bei den meisten Reptilien bis ans Lebensende.

Ein Zahngebilde von besonderer Art bedarf noch der Erwähnung, nämlich der sogenannte Eizahn. Mittelst dieses unpaaren, an der Spitze des Oberkiefers sitzenden Zahnes sind diejenigen Sauropsiden, welche eine pergamentartige Eischale haben, im Stande, nach Vollendung ihrer Entwicklung dieselbe zu zerschneiden.[2])

Streng zu scheiden ist von diesem Eizahne die Eischwiele (C. Röse). Ersterer stellt einen echten Dentinzahn aus der ersten Zahnreihe vor, der sich von seinen Nachbarn nur durch seine Grösse, Stellung und besondere Form unterscheidet. Er verwächst mit der Knochenmasse des Zwischenkiefers, ist breit, lanzettförmig, verläuft bogenförmig nach unten und vorn, richtet seine scharfe, schmelzbedeckte Spitze wagerecht nach vorne und ragt ein wenig zwischen den Kiefern hervor. Der so gestaltete Eizahn eignet sich vorzüglich zum Zerschneiden einer nicht sehr stark verkalkten Eischale. Handelt es sich aber um eine solche, wie z. B. bei Crocodilen, Cheloniern[3]) und Vögeln, so tritt an seiner Stelle ein auf das Zertrümmern der Schale berechnetes Gebilde, die Eischwiele, auf.[4]) Diesen Namen schlägt C. Röse vor, um so ein- für allemal Verwechslungen mit dem Eizahn vorzubeugen, denn es handelt sich dabei um ganz verschiedene Dinge, die sich gegenseitig auszuschliessen scheinen. Die Eischwiele stellt ein unpaares, rein epitheliales Organ dar, welches der Spitze des Oberkiefers vorn oben aufsitzt. Es besteht aus eigenartig umgewandelten, grossen Epithelzellen, welche durch zahlreiche Protoplasmabrücken miteinander zusammenhängen; das Protoplasma wird durch Einlagerung von glänzenden und opaken Körnern getrübt, der Kern verschwindet, und die Zellgrenzen werden unsicher. Man hielt die Eischwiele früher für ein verkalktes Epithelgebilde. Es findet sich jedoch darin weder Kalk noch Kieselsäure; die Eischwiele ist lediglich ein eigenartig umgewandeltes Hornproduct; jedenfalls darf man an keinen

[1]) Vom allerhöchsten Interesse wären bezüglich dieses Punktes Hatteria-embryonen.

[2]) Auch in der Reihe der Amphibien scheint es sich schon um ähnliche Bildungen zu handeln. So sitzt z. B. bei Embryonen von Rana opisthodon (Salomonsinseln), wo die ganze Entwicklung im Ei abläuft, auf der Schnauze ein kegelförmiges Spitzchen, womit die Eihaut durchschnitten wird, welches also functionell dem Eizahn (bezw. vielleicht einer „Eischwiele") entspricht.

[3]) Wahrscheinlich findet sich die Eischwiele bei allen Reptilien, welche keinen echten Eizahn und eine harte, verkalkte Eischale besitzen.

[4]) Nach W. K. und W. N. Parker besitzen auch die Monotremen eine typische Eischwiele, was auch mit der kalkigen Eischale derselben stimmt.

rudimentären Schmelzzahn denken, denn rudimentäre Zähne, die nur aus Schmelz bestehen, giebt es nicht.

Unter den Reptilien besitzen die Schildkröten, mit Ausnahme einer einzigen Familie, Trionyx (im fötalen Zustande), keine Zähne, sondern Hornkiefer, ganz ähnlich wie die Vögel. Dass aber Vögel wie Schildkröten aus zahntragenden Formen hervorgegangen sein müssen, wird für erstere durch die oben schon erwähnten fossilen Vögel und für letztere durch Trionyx erwiesen. Eine weitere Bestätigung aber hiefür liegt in der von C. Röse an Schildkröten- (Chelonia midas-) und Vogel- (Sterna-) Embryonen gemachten Entdeckung einer rudimentären Zahnleiste. Diese erscheint, ganz wie bei den übrigen Reptilien, zunächst auf den Kieferrändern in Form einer flach erhabenen Leiste, später aber wächst sie, wie dort, in das Kiefermesoderm hinab, ohne dass es übrigens zur Umwachsung von Zahnpapillen kommt; es findet vielmehr, entsprechend der nunmehrigen Ausbildung rein epithelialer Hornkiefer eine Rückbildung der Zahnleiste statt [1]).

Ausser einer rudimentären Zahnleiste findet sich nach den Mittheilungen von Gardiner und Röse bei Schildkröten- und Vogelembryonen eine „Lippenfurche", von der später wieder die Rede sein wird.

Ein directer Uebergang vom vielreihigen Gebiss der Crocodile zu demjenigen der Säuger lässt sich zur Zeit noch nicht feststellen; es ist aber sehr wahrscheinlich, dass die vorhandene Lücke einst durch paläontologische Funde ausgefüllt werden wird. Das Säugethiergebiss ist im Gegensatz zu demjenigen niederer Vertebraten, die sich in weitaus den meisten Fällen durch einen einheitlichen Charakter der Zahnform (**homodonter Typus**) auszeichnen, formell weiter differenzirt in die meisselartigen Schneide-, die kegel- oder pflockförmigen Eck- und die mit breiten, höckertragenden Kronen versehenen Back- bezw. Mahlzähne (**heterodonter Typus**). Das Gebiss der Mammalia ist entstanden zu denken durch allmähliche Reduction des vielfachen, wenn auch nicht ganz unbeschränkten Zahnwechsels der Anamnia und Reptilien auf zwei oder gar nur auf eine Zahnreihe bei vorzüglicher Ausbildung des Einzelzahnes, sei es in Form eines wurzellosen, permanent wachsenden [2]) oder in Gestalt eines bewurzelten Zahnes mit beschränktem Wachsthum.

Im Gegensatz zu Crocodilen ist es bei Säugethieren insofern zu einer Abkürzung der Zahnentwicklung gekommen, als die mit dem Namen „Zahnleiste" bezeichnete, im Bereich der später entstehenden Kieferbögen wuchernde Zone des Schleimhautepithels schon bei

[1]) Wenn je — sagt C. Röse — bei Vögeln wirkliche Zahnrudimente aufgefunden werden, so können dies nur jene primitiven Zähnchen der ersten Generation sein, wie sie bei Crocodilen vorkommen. Die von Etienne Geoffroy Saint-Hilaire als Zahnrudimente aufgefassten verhornten Papillen des Papageischnabels haben mit Zahnbildungen nichts zu schaffen.

[2]) Das Wesen der permanent wachsenden Zähne, wie sie z. B. durch die Schneidezähne des Kaninchens repräsentirt werden, liegt darin, dass bei ihrer Bildung die Zahnleiste vollständig aufgebraucht wird, dass der Zahn sich nicht von der Zahnleiste abschnürt und letztere als Ersatzleiste weiter wächst (vergl. die Entwicklung des Säugethiergebisses). Bei der Bildung der immerwachsenden Zähne ist die relativ grösste Stoffersparniss erzielt worden, indem stets nur so viel Zahnsubstanz neu gebildet wird, als durch Abnutzung verloren geht (C. Röse).

ihrer ersten Anlage in das Kiefermesoderm eingesunken erscheint und nicht, wie anfangs noch bei den Reptilien, eine hervorragende Leiste bildet.

Die Zahnleiste vor der Bildung der Milchzähne muss aufgefasst werden als ein in eine weit entlegene Zeit zurückdatirendes Gebilde, welches in nuce eine ganze Reihe verloren gegangener embryonaler Zahnreihen umfasst. Alles weist darauf hin, dass auch bei den directen Vorfahren der Säugethiere die Zahngebilde früher vorhanden waren, als die Belegknochen der Mundhöhle.

Beim Menschen, wo diese Vorgänge von C. Röse eine sehr klare Darstellung erfahren haben, erfolgt die erste Anlage der Zahnleiste in beiden Kiefern gleichzeitig, und zwar schon am 30.—40 Tage, d. h. bei Embryonen von 15 mm Steissscheitellänge [1]). Bald darauf setzt sich die immer mehr in die Tiefe wuchernde Zahnleiste durch eine Furche, welche nach vorne bezw. nach den Seiten zu auftritt, von einer zweiten Leiste, aus welcher später die Ober- bezw. Unterlippenfurche hervorgeht, ab. Jetzt erst kann man von einem Kiefer- und einem Lippenwalle reden. Die Zahnleiste verläuft anfangs parallel dem Mundhöhlenboden wagerecht nach hinten in den nunmehrigen Kieferwall hinein. Ihr freier Rand zeigt sich wellenförmig, und zwar unterscheidet man deutliche Erhebungen und dazwischen liegende Vertiefungen. Jene Erhebungen umwachsen die Bindegewebspapillen [2]) aber nicht, wie man bisher glaubte, an ihrem tiefsten Punkte, sondern mehr seitlich, also im Oberkiefer in der Richtung nach oben

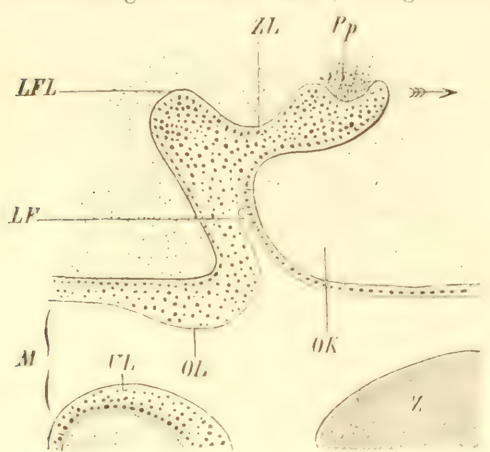


Fig. 255. Mundeingang eines menschlichen Embryo von 4 cm Länge. Nach C. Röse. Der Unterkiefer ist nicht mehr sichtbar, dagegen sieht man noch einen Theil der Unterlippe *UL* und der Zunge *Z*. *M* Mundeingang, *OK* Oberkiefer, *OL* Oberlippe, *LF* Lippenfurche, *LFL* Lippenfurchenleiste, *ZL* Zahnleiste, *Pp* Zahnpapille. Der Pfeil deutet die Richtung an, in welcher die Zahnleiste weiterwächst.

[1]) Bei jüngeren Embryonen von 11—12 mm Steissscheitellänge fand C. Röse kürzlich auf der Kieferhöhe da, wo später die Zahnleiste sich einsenkt eine über die Schleimhaut hervorragende epitheliale Papille ganz ähnlich denjenigen Papillen, welche er bei Crocodilen entdeckte. Diese Papille umwächst aber nicht wie dort einen bindegewebigen Dentinkeim, sondern sinkt später im Kiefermesoderm ein und bildet einen Theil der Zahnleiste. Es ist von ausserordentlicher Wichtigkeit, dass auch beim Menschen, wenn auch in ganz rudimentärer Form, die erste Anlage der Zähne sich zeigt in Form von freien, über die Schleimhaut hervorragenden Papillen, ähnlich wie bei den niederen Vertebraten. Bei anderen Säugern konnte Röse dieses primitive Entwicklungsstadium nicht mehr auffinden. Hier liegt offenbar ein abgekürzter Entwicklungstypus vor. Es weist somit auch das früheste Stadium der Zahnentwicklung beim Menschen auf die vergleichend anatomische Thatsache hin, dass das Gebiss der Primaten relativ sehr primitiv geblieben ist.

[2]) Wahrscheinlich verhalten sich die Epithelmassen dabei activ, d. h. sie umwachsen das unterliegende Bindegewebe.

hinten, im Unterkiefer in der Richtung nach unten hinten. Auf diese Weise ist es ermöglicht, dass bei dem nun erfolgenden Abschnürungsprocesse der Milchzähne von der Zahnleiste diese letztere hinter den Zähnen ungehindert weiter in die Tiefe wachsen kann. Dieses Wachsthum geschieht später nicht mehr in wagerechter Richtung, sondern in leichtem Bogen, und was den Abschnürungsprocess anbelangt, so kommt es dabei zu jenen Bildungen, welche man als „Hals des Schmelzorganes" bezeichnet. Dies ist nichts Anderes, als die jeweilige Verbindungsbrücke des betreffenden Milchzahnes mit der Epithelleiste. Letztere besteht übrigens ununterbrochen fort und endet hinter dem zweiten Milchmolarzahn frei im Mesoderm des Kiefers als dünne, glatte Epithelplatte, während sie in ihren vorderen Parthieen Wucherungen zeigt, welche sie hier rauh und höckerig erscheinen lassen; dazwischen finden sich die Resorptionszonen (Durchlöcherungen). In der Medianlinie zeigt sich zwischen beiden Leistenhälften bereits eine Unterbrechung. Rechts und links davon schreitet der Resorptionsprocess unter beharrlich zunehmender Durchlöcherung der Zahnleiste und der Verbindungsbrücken immer weiter fort. — Hinten wächst sie kolbig verdickt, und ohne fernere Verbindung mit dem Mundepithel, immer weiter fort, bis schliesslich die Papille für den I., II. etc. bleibenden Molaren von ihr umwachsen wird. — Zahnbein und Schmelz werden zugleich angelegt; dabei entstehen die Zahnscherbchen stets an den vorderen (Schneide-)Zähnen zuerst.

Trotz jener Resorptionsprocesse stellt der untere Rand der Leiste nach wie vor eine Wellenlinie dar; die Wellenberge fallen aber nicht genau hinter die Milchzähne, sondern sind etwas distal nach den Zwischenräumen der letzteren verschoben. An dieser Stelle (KÖLLIKER's secundärer Schmelzkeim") ist die Leiste niemals durchlöchert, sondern hat sich kolbig verdickt. Diese epithelialen Verdickungen stülpen sich nun wieder seitlich, von vorne und unten resp. vorn und oben, über die Papillen der bleibenden Zähne [1]).

Fische, Dipnoër und Amphibien.

Die ersten Hartgebilde im Wirbelthierkörper waren, wie schon beim Hautskelet auseinandergesetzt wurde, Zähne und zahnartige Dentingebilde, ähnlich wie sie uns bei den Selachiern in deren Zähnen und Placoidschuppen heute noch erhalten sind. Als Urform der Zähne hat man die einfache Kegelform zu betrachten, und hiervon sind die Zähne der recenten **Selachier** schon vielfach abgewichen. Ueberhaupt giebt es wohl kaum ein anderes Organ im Thierkörper, welches so vielfachen Schwankungen, Abänderungen, Rückbildungen etc. unterliegt, wie das Zahnsystem der Vertebraten.

Dadurch, dass die Placoidschuppen des Kiefereinganges in Bezie-

[1]) Wird nicht der ganze epitheliale Rest der „secundären Schmelzkeime" zur Bildung des Schmelzorganes der bleibenden Zähne verbraucht, so kann der ganze Process der Abschnürung sich wiederholen, d. h. es können tertiäre, zu einer dritten Dentition führende Schmelzkeime zurückbleiben, oder es handelt sich um Entartungsprocesse [Cystenbildungen, epitheliomähnliche Epithelperlen etc.]. Auch kann sich der secundäre Schmelzkeim in viele kleine Keime spalten, sodass ein Conglomerat von rudimentären Zähnen und Schmelztropfen entsteht.

Die Keime der Ersatzzähne liegen anfangs constant innerhalb der Alveole ihres Milchzahnes und werden erst später ringsum von einer eigenen Alveole umgeben. An der Spitze bleibt, wie dies auch für die Alveolen der Milchzähne gilt, eine kleine Oeffnung, die der späteren Durchbruchsöffnung entspricht, bestehen.

hung zur Nahrungsaufnahme traten, wurden sie modificirt, wuchsen zu den gewaltigen Selachierzähnen aus, welche, in mehrfachen Parallelreihen hintereinander sitzend, nicht nur zum Ergreifen und Festhalten der Beute, sondern auch als furchtbare Angriffswaffe dienten.

Bei den Anamnia, welche es zur Entwicklung eines knöchernen Kopfskeletes bringen, kann man im Allgemeinen drei Gruppen von zahntragenden Belegknochen des Oberkiefers, 1) den Oberkieferbogen (Intermaxillare und Maxillare), 2) den Gaumenbogen (Vomer, Palatinum, Pterygoid), 3) das unpaare Parasphenoid unterscheiden. Von diesen drei Knochenbögen liegen die Bestandtheile des vordersten, welcher also durch das Intermaxillare und Maxillare gebildet wird, vor den vordersten Enden des knorpeligen Primordialschädels. Ebenso findet sich im Unterkiefer ein Stück, das Dentale, jederseits auf der Vorder-, bezw. Aussenseite des Meckel'schen Knorpels, und ein zweites Stück, das Operculare (Spleniale, Dentale internum) auf der Hinterseite. Betrachtet man nun den Selachierkopf, so sitzen hier die Zähne oben auf dem Pterygopalatinknorpel, unten auf der Hinterfläche des Meckel'schen Knorpels. Den Selachiern fehlen also in beiden Kiefern die vorderen Zahnbögen der höheren Vertebraten noch vollständig. Sie besitzen im Unterkiefer nur Opercularzähne, im Oberkiefer Pterygopalatinzähne. Auch ein Homologon vom späteren Vomer existirt bei den meisten Selachiern nicht; nur die alte Gattung der Notidaniden bildet, wie C. Röse gezeigt hat, insofern einen wichtigen Anknüpfungspunkt, als hier auf dem fibrösen, die Vorderenden der Pterygopalatinspangen miteinander verbindenden Gewebe zwei Zahnreihen aufsitzen, die als Vomerzähne gedeutet werden können. Durch Verwachsung dieser zwei Zahnreihen der Notidaniden würden zwei Zahnplatten entstehen, wie sie sich de facto in ganz ähnlicher Lagerung in den kleineren Vomerplatten bei Ceratodus und Protopterus[1] vorfinden. Diese Auslegung C. Röse's scheint mir richtiger zu sein als meine frühere Auffassung, wonach die betr. Zahnplatten der Dipnoër als Intermaxillare gedeutet werden.

Unter den ausgewachsenen **Knorpelganoiden** finden sich nur bei Scaphirhynchus und Polyodon Zähne. Bei Acipenser ruthenus treten sie nur in embryonaler Zeit auf und weisen so auf primitive Verhältnisse hin (Zograff.) Cyclostomen, Lophobranchier und die Salmonidengattung Coregonus entbehren der Zähne entweder vollständig, oder bestehen dieselben hier nur aus Hornsubstanz (**Cyclostomen**)[2].

[1]) Die Zähne der **Dipnoër** stellen messerartig zugeschärfte, aus einer Verwachsung vieler röhrenförmiger Einzelzähne hervorgegangen zu denkende Gebilde dar, an deren Peripherie man eine kräftige Schmelzschicht unterscheiden kann. Das nach aussen davon liegende Schmelzorgan geht nach oben in eine mit dem übrigen Mundepithel verschmelzende Hornschicht über. Dieser meist einschichtige, epitheliale Ueberzug ist sehr hinfälliger Natur und findet sich nur bei eben aus dem Sommerschlaf erweckten und direct abgetödteten Exemplaren. Hat das Thier einmal Nahrung zu sich genommen, so wird man vergeblich nach dieser Hornscheide, auf welche zuerst W. N. Parker die Aufmerksamkeit gelenkt hat, suchen.

Röse, welcher sich mit dem Zahnwechsel des Protopterus beschäftigt hat, konnte feststellen, dass dabei insofern höchst primitive Zustände vorliegen, als sich noch keine differenzirte Zahnleiste ins Mesoderm einstülpt, sondern die ganze Kieferschleimhaut als Zahnbildner functionirt.

[2]) Bei den Cyclostomen, und zwar speciell bei Myxine und Bdellostoma,

Bei den **Teleostiern** kann jeder die Mundhöhle begrenzende Knochen Zähne tragen, und dies gilt auch für das Zungenbein und die Kiemenbögen (Ossa pharyngea)[1]. Hier wie auf dem Parasphenoid finden sie sich oft in hechel- oder bürstenartiger Anordnung, und dieses Verhalten sehen wir auch noch auf gewisse fossile und recente Urodelen vererbt. Im Allgemeinen aber tritt bei **Amphibien** dem von Zähnen starrenden Fischschädel gegenüber eine bedeutende Beschränkung in der Zahl der Zähne auf, und zugleich macht sich in ihrer Form ein durchaus einheitlicher Charakter bemerkbar.

Die Zähne der **Amphibien** sind basalwärts kegelartig verbreitert und sitzen einem Sockelstück auf. Gegen ihr oberes freies Ende zu

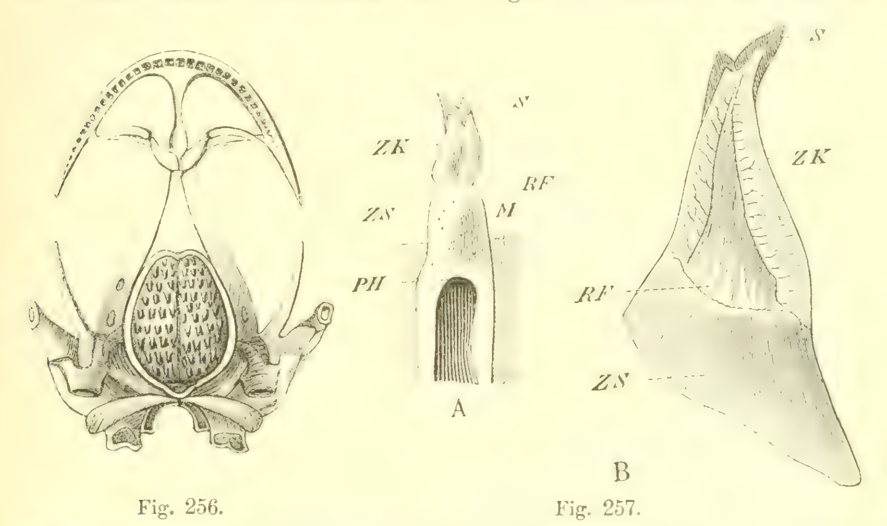


Fig. 256. Fig. 257.

Fig. 256. Schädel von Betrachoseps attenuatus, Ventralseite, mit den Parasphenoidzähnen.

Fig. 257. **A** Zahn aus dem Oberkiefer des Frosches, getrocknet, **B** Zahn von Salamandra atra. *ZK* Zahnkrone, *ZS* Zahnsockel, *RF* Ringfurche, *S* Zahnspitze, von Schmelz überzogen. *PH* Pulpahöhle, *M* Maxilla.

werden sie schlanker, zeigen eine schwache Krümmung und laufen entweder in zwei (Salamandrinen, Anuren) oder, was das ursprünglichere Verhalten ist, nur in eine Spitze aus (Axolotl, Ichthyoden, Derotremen, Gymnophionen).

unterscheidet man an jedem Zahn eine verhornte Aussenschicht, welche einem mehrschichtigen Epithelium aufsitzt. Die innerste Schicht besteht aus kegelförmigen Zellen, an deren verjüngtem Ende ein structurloser dentin- oder schmelzartiger Ueberzug zu constatiren ist. Das Centrum der Zähne wird von einer vascularisirten Pulpa eingenommen. Man kann sich des Gedankens nicht entschlagen, dass das Myxinoidengebiss früher eine höhere Entwicklungsstufe, im Sinne der Gnathostomen, erreichte, und dass es im Laufe der Zeiten regressiv wurde (J. Beard). Vergl. die im Literaturverzeichniss aufgeführte Arbeit von P. Bujor.

[1]) Bei Fischen können die Zähne cylinder-, kegel- oder hackenförmig sein, oder sie werden meisselförmig, ähnlich wie die Schneidezähne der Säuger (Scarus und Sarginae), wieder bei anderen bilden sie ein förmliches, aus der Verwachsung vieler Einzelzähne hervorgegangen zu denkendes Pflaster, sind abgerundet und auf das Zerquetschen der Nahrung berechnet. Weiter kommen haarartig feine, borstenförmige (Chaetodonten) oder säbelförmige Zähne vor (Chauliodus).

Was die Vertheilung der tief in der Schleimhaut steckenden Amphibienzähne betrifft, so finden sie sich in der Regel am Ober-, Zwischen- und Unterkiefer, sowie am Vomer und Palatinum. Die oben erwähnte Bezahnung des Parasphenoids ist verhältnissmässig selten, und das Operculare des Unterkiefers ist nur bei Salamanderlarven und Proteus bezahnt. Bei den Larvenformen der Anuren finden sich Hornkiefer und Hornzähne, und ähnliche Bildungen trifft man auch bei Siren lacertina.

Bei fossilen Amphibien begegnet man sowohl nach Grösse als nach Form einer viel reicheren Ausgestaltung. Bei manchen derselben trägt das Dentin eine wellige, faltige Anordnung („Labyrinthodonten"), und eine solche charakterisirt auch die Zähne der devonischen Panzerganoiden (Pander).

Bei den Stegocephalen erstreckte sich die Bezahnung zuweilen noch auf alle die Schädelunterseite zusammensetzenden Knochen, d. h. ausser den eigentlichen Kiefer- und Zwischenkieferknochen sassen auch noch Zähne auf dem Pterygoid, dem Vomero-Palatinum und Parasphenoid in dichter, hechelartiger Anordnung. Der einzelne Zahn trug häufig mehr oder weniger tief einschneidende Längsfurchen.

Bei Siren lacertina findet sich in der Zwischenkiefergegend ein tiefschwarzer Belag von Hornsubstanz, und ähnliche Hornkiefergebilde spielen auch in der Larvenperiode der Anuren eine grosse Rolle. Sie sitzen hier dem knöchernen, bezw. knorpeligen Kieferrand kappen- oder scheidenartig auf und haben einen fein gekerbten, freien Rand. Das unterliegende Bindegewebe sendet in das darüber sich ausbreitende Epithelgewebe papillen- und leistenartige Fortsätze hinein. — Um die Lippen herum sitzt bei Anurenlarven ein Kranz von fingerförmigen Papillen, und auf der Innenfläche der Lippen finden sich zahlreiche (800—1200), bei verschiedenen Batrachierlarven sehr verschieden gestaltete, kammförmige Leistchen, die auf ihrem freien Rand eine einfache Reihe feiner, nach der Mundhöhle umgebogener Hornzähnchen von brauner bis schwarzer Farbe tragen [1]). — Bei Anurenlarven, wie z. B. bei Pelobates fuscus, treten lippenartige, von Muskeln regierte Bildungen auf, welche die Mundöffnung äusserlich umrahmen. Dadurch entsteht eine Art von „Rüssel", dessen Innenraum eine flache, trichterartige Grube darstellt. In den verengerten Grund dieser Trichterhöhle ragen die senkrecht aufeinander wirkenden Hornkiefer vor, und erst auf letztere folgt mit plötzlicher Erweiterung die eigentliche Mund-, und auf diese die noch viel weitere Rachenhöhle, welche dann mit plötzlicher Verengerung in den Schlund übergeht (F. E. Schulze). (Bezüglich der Horngebilde im Bereich des Anurenmundes sei auch hier noch auf die im Literaturverzeichniss figurirende Arbeit von Héron-Royer und von van Bambeke verwiesen.)

Reptilien.

Mit der zunehmenden Festigkeit und Solidität des Kopfskelets geht bei Reptilien eine stärkere Ausbildung und da und dort auch eine reichere Differenzirung des Gebisses Hand in Hand. Die Zähne

---

[1]) Diese Hornzähnchen, wie auch die Hornkiefer bestehen aus trichterartig ineinander steckenden verhornten Zellen.

[2]) Bei Hatteria ist, wenn auch nicht bei allen Individuen, der Vomer bezahnt.

sitzen entweder in einer medianwärts offenen Rinne des Unterkiefers und sind mit der äusseren Circumferenz ihrer Basis der Innenfläche desselben angewachsen (pleurodonte Saurier, Lacertilier, Scinke, Amphisbänen u. a.), oder sie sitzen am oberen, freien Kieferrand (akrodonte Saurier), oder endlich stecken sie in Alveolen und sind darin durch Bandmassen befestigt, wie bei Crocodiliern und zahlreichen fossilen Reptilien (thekodonte Reptilien)[1]. (Vergl. Fig. 258 ***A*** *a*, *b*, *c*.) Ausser dem Unterkiefer sind auch noch die Knochen des Gaumenapparates bezahnt, und zwar sind die Zähne in der Regel kegelförmig, mehr oder weniger zugespitzt und von einheitlichem Charakter. Ausnahmen hiervon finden sich übrigens nicht selten. So besitzen die Lacertilier z. B. zweispitzige Zähne, und bei Hatteria, Uromastix spinipes, bei Agamen sowie bei zahlreichen fossilen Formen erscheint sogar ein heterodontes Gebiss angebahnt.



Fig. 258. **A** Drei Schemata für pleurodonte (*a*), akrodonte (*b*) und thekodonte (*c*) Saurier. **B** *a* Unterkiefer von Lacerta vivipara, *b* von Anguis fragilis, beide nach Leydig.

Bei Giftschlangen zeigt sich eine wechselnde Anzahl von Oberkieferzähnen in Giftzähne differenzirt. So handelt es sich bei unserer Kreuzotter (Vipera berus und prester) jederseits um neun, in Querreihen angeordnete Giftzähne; die stärkeren stehen nach aussen, die schwächeren Reservezähne wie im Schutze darunter (Fig. 259 ***A***).

Nur einer dieser Zähne ist mit dem Kieferknochen fest verbunden und besitzt ausser seiner eigentlichen Pulpahöhle noch einen, von letzterer halbringförmig umschlossenen Giftcanal (Fig. 259 ***B***, ***C*** *GC*), dessen obere, mit dem Giftdrüsencanal communicirende Oeffnung an seiner Basis liegt, während seine Ausmündung in kurzer Entfernung von der Zahnspitze getroffen wird. (Vergl. den Pfeil in Fig. 259 ***A***.)

[1]) Eine Zwischenform zwischen dem theko- und dem akrodonten Typus findet sich nach L. Dollo bei dem fossilen Champsosaurus, wo die in Zahnfächern steckenden Zähne an ihrer Wurzel mit dem Kieferknochen verwachsen.

Ich kann nicht umhin, bei dieser Gelegenheit auf pag. 10—13 der Dollo'schen Schrift (vergl. das Literaturverzeichniss über den Schädel) aufmerksam zu machen, da sich an jener Stelle interessante, auf das Wirbelthiergebiss im Allgemeinen sich beziehende Angaben finden. So wird z. B. ausgeführt, wie der akrodonte Typus sich ganz allmählich aus dem thekodonten herausentwickelt hat.

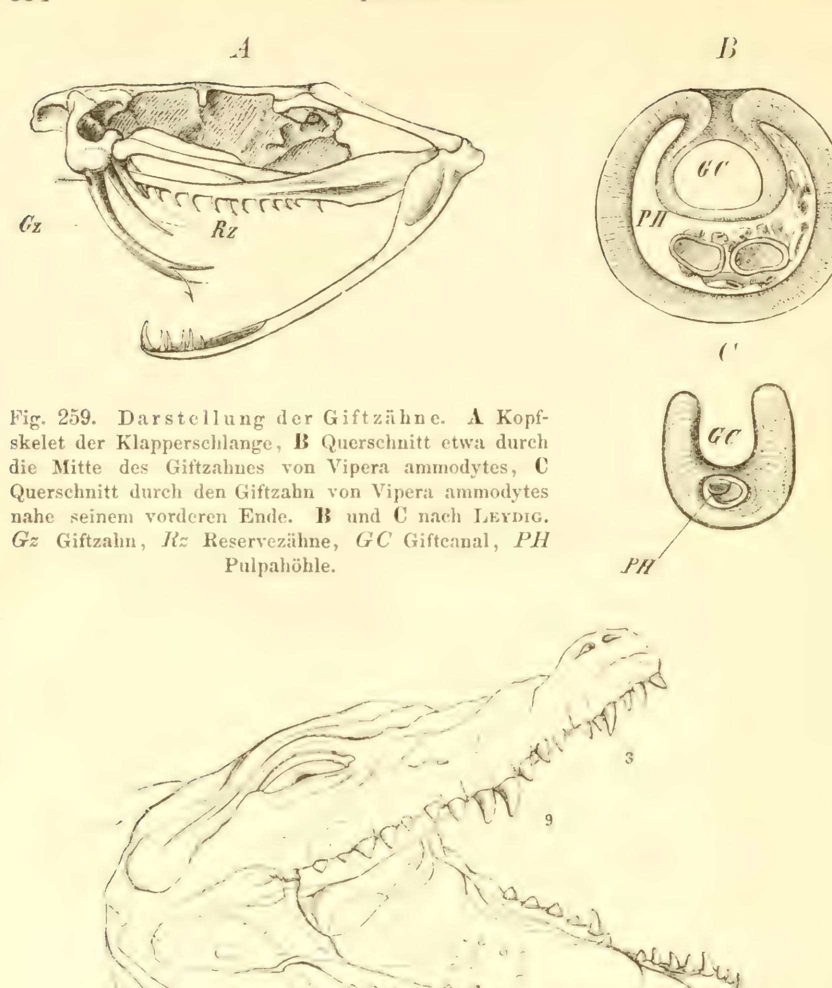


Fig. 259. Darstellung der Giftzähne. A Kopfskelet der Klapperschlange, B Querschnitt etwa durch die Mitte des Giftzahnes von Vipera ammodytes, C Querschnitt durch den Giftzahn von Vipera ammodytes nahe seinem vorderen Ende. B und C nach LEYDIG. *Gz* Giftzahn, *Rz* Reservezähne, *GC* Giftcanal, *PH* Pulpahöhle.

Fig. 260. Die Kiefer des Crocodils (nach TOMES). Der 1., 4. und 11. Zahn im Unterkiefer und 3. und 9. im Oberkiefer sind bedeutend grösser als alle anderen.

Die Zähne der fossilen Vögel Amerikas (Odontornithes) sassen entweder in eigentlichen Alveolen (Ichthyornis) oder nur in Furchen (Hesperornis), ähnlich wie bei Ichthyosaurus. Der Zwischenkiefer war unbezahnt und scheint einen hornigen Schnabel besessen zu haben. Alle heutigen Vögel, sowie auch die meisten (oder alle) des Tertiärs und Diluviums, sind zahnlos.

Säugethiere.

Bei Säugethieren geht die Verkürzung der Kiefer gleichzeitig mit einer höheren Ausbildung des Einzelzahnes [in Anpassung an die Art,

Aufnahme und Verarbeitung der Nahrung] Hand in Hand. Bei Anbahnung dieser neuen Verhältnisse ist die schärfere Differenzirung der Mm. pterygoidei, wodurch Mahlbewegungen ermöglicht und Veränderungen im Kiefergelenk herbeigeführt wurden, in Betracht zu ziehen. Kommt es dabei, wie z. B. in der Reihe der Artiodactyla, noch weiter zur Entwicklung von langen Greifzungen oder sehr beweglichen Greiflippen, womit das Thier die Nahrung umwickelt und abreisst, so wird man auch den Ausfall der Schneidezähne verstehen und wird begreifen, wie dieselben in anderen Fällen, wie bei Rüsselträgern, eine ganz andere Verwendung gefunden haben.

Wir haben die verschiedenen Zahnformen somit als Modificationen eines einfachen, homodonten Gebisses aufzufassen, das ursprünglich aus lauter gleich grossen und gleich geformten, kegelförmigen Zähnen bestanden haben muss. (Vergl. hierüber die im Literaturverzeichniss aufgeführte, gedankenreiche Arbeit von E. D. Cope, The mechanical Origin of the Sectorial teeth of the Carnivora.)

Im Allgemeinen zerfallen die Zähne der Säugethiere in Schneide-, Eck-, Back- und Mahlzähne (Dentes incisivi, Dentes canini, Dentes praemolares und molares). Alle stecken in wohl entwickelten Alveolen. Der Eckzahn (Dens caninus) ist nur als ein differenzirter, besonders bei Carnivoren zur Ausbildung gelangender Prämolarzahn aufzufassen, figurirt als erster Zahn vorne im Kiefer und schliesst sich somit an den äussersten (hintersten) der Schneidezähne an, welche oben im Zwischenkiefer, unten rechts und links von der Symphysis mandibulae stehen. Auf die Eckzähne folgen nach rückwärts die Praemolares und auf diese, am meisten nach hinten im Kiefer liegend, die Molares (Fig. 261).

Die Schneidezähne sind meisselartig, die Eckzähne dagegen zeigen im Fall ihrer stärksten Entwicklung eine spitzkegelartige, mehr oder weniger gekrümmte Form; die Praemolares und Molares, abgesehen von denjenigen der Carnivoren, wo sie scharf schneidende Kronen besitzen und also nicht mahlend oder quetschend, sondern scheerenartig gegeneinander wirken, zeichnen sich durch starke und breite Kronen aus, welche an ihrer Oberfläche mehr oder weniger abgeflacht sind oder einen mehr höckerigen Bau zeigen.

Der Grundtypus der Zahnstellung ist das gegenseitige Alterniren oberer und unterer Zähne; es entsprechen somit die Zähne je eines Kiefers nicht den Zähnen des gegenüberliegenden, sondern den Zwischenräumen zwischen diesen. Im Allgemeinen lässt sich im Hinblick auf das häufige Vorkommen rudimentärer, functionsloser Zähne annehmen, dass die Zähne im Laufe der genealogischen Entwicklung einer Verminderung unterworfen sind. Eine Vermehrung dagegen wird immer im Sinne eines Atavismus zu deuten sein. Jene Verminderung betrifft immer zunächst denjenigen Zahn, welcher als der letzte in einer functionell verschiedenen Abtheilung der oberen und unteren Reihe anzusehen ist. So wird z. B. in der Abtheilung der Schneidezähne entweder der vorderste, neben der Medianlinie liegende, oder der hinterste, an den Eckzahn grenzende, auf den Aussterbeetat gesetzt erscheinen können, und dasselbe gilt für den vordersten und hintersten Prämolar- oder Molarzahn.

Da nicht nur die Gestalt der Zähne[1]) im Allgemeinen, sondern namentlich auch die in Anpassung an die Lebensweise stark schwan-

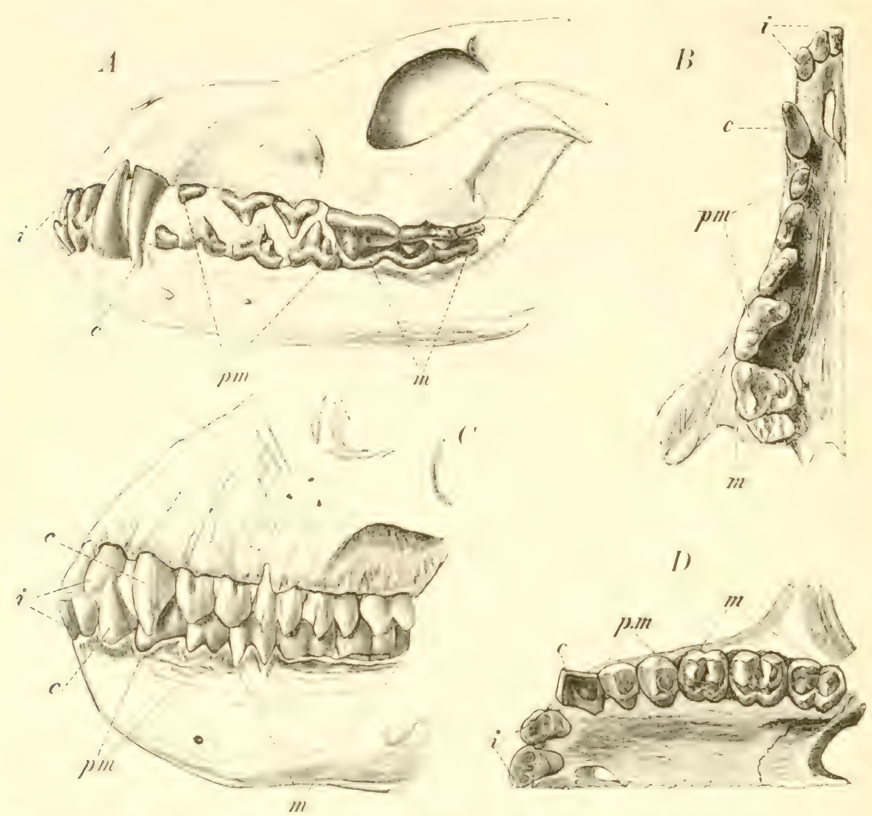


Fig. 261. **A** Gebiss vom Hund im Profil, **B** Oberkieferzähne desselben Thieres von der Mundhöhle aus gesehen, **C** Gebiss von Nasalis larvata, im Profil, **D** Oberkieferzähne desselben Thieres, von der Mundfläche gesehen. *i* D. incisivi, *c* D. canini, *pm* D. praemolares, *m* D. molares.

[1]) Bei den zahlreichen Variationen spielen auch sexuelle Unterschiede eine grosse Rolle. So sind z. B. bei männlichen Affen die bleibenden Eckzähne, sowie der erste Prämolarzahn stärker entwickelt als bei weiblichen Thieren. Sexuelle Differenzen finden sich auch beim wilden Schwein, bei Monodon, bei Elefanten und beim Dugong. Wohl bei keiner andern Säugethiergruppe, vielleicht mit einziger Ausnahme der nahe verwandten Ungulaten, herrscht in dem allgemeinen Habitus des Gebisses eine solche Verschiedenheit, wie bei den Manatusarten. So besitzt z. B. Manatus ein überreiches Gebiss, während bei Rhytina ein gänzlicher Mangel an Zähnen besteht.

Was die sexuellen Charaktere betrifft, so hat schon Cuvier darauf hingewiesen, dass bei einigen Ruminantia die Zähne zu Waffen für die geschlechtlichen Kämpfe umgeändert werden und dass diejenigen, welche Hörner tragen, keine Eckzähne besitzen und umgekehrt. Dieses correlative Verhältniss zwischen dem Geschlecht und der Ausbildung der Zähne prägt sich auch darin aus, dass nach Castration eines Ebers die „Hauer“ im Wachsthum stille stehen (Tomes).

Viel schwerer verständlich sind die Beziehungen zwischen der Haut, beziehungsweise zwischen Integumentalorganen und den Zähnen. So können Anomalieen der Zähne ebensowohl gepaart sein mit Haarmangel (Edentaten, fötale Wale, haarlose Hunde) als mit übermässigem Haarwuchs, wie er sich bei den sogenannten „Haarmenschen“ findet.

kende Form und Zahl der die Prämolaren und Molaren charakterisirenden Höcker für die Systematik sowohl wie für die Paläontologie und für die vergleichende Anatomie von der allereinschneidendsten Bedeutung ist, so will ich etwas genauer darauf eingehen. Entgegen der bis jetzt bestandenen, namentlich von Cope und Osborn vertretenen Meinung, dass die Molarenform durch allmähliche Umwandlung, d. h. in Folge der Bildung seitlicher Auswüchse (Sprossen) eines einzigen Kegelzahnes, entstanden seien, vertraten andere Autoren, wie z. B. Kükenthal, Dybowski u. A. die Auffassung, dass die heutigen Molaren und Prämolaren aus einer Verschmelzung mehrerer einfacher Kegelzähne hervorgegangen seien.

Kükenthal[1]) erschloss dies aus der Beobachtung des entgegengesetzten Processes, indem er bei Bartenwalen aus ursprünglichen mehrhöckerigen Backenzähnen durch eine im Laufe der Entwicklung erfolgende Theilung eine grosse Anzahl einspitziger Zähne entstehen sah. Eine weitere Stütze für seine Ansicht erblickte Kükenthal in dem Verhalten triassischer und jurassischer Säugethiere, deren Backzähne sich aus zahlreichen, in 2—3 Reihen angeordneten Höckern zusammensetzen, und die deshalb den Namen der „Multituberkulaten“ führen.

Es ist das Verdienst C. Röse's, die Richtigkeit dieser Anschauung durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchung fest begründet und den positiven Nachweis geführt zu haben, dass die Anlage der Back- und Mahlzähne in der That durch Verschmelzung mehrerer Zahnpapillen[2]) erfolgt. Jedem Höcker entspricht eine Papille, auf welcher sich je ein (getrenntes) Zahnscherbchen entwickelt; allein die Anlage aller Höcker erfolgt nicht gleich-

[1]) Ich verweise dabei besonders auf die gedankenreiche Arbeit Kükenthal's „Ueber die Entstehung und Entwicklung des Säugethierstammes“ (vergl. das Literaturverzeichniss), in welcher sich unter Anderem folgender Passus findet: „Ich fasse einen solchen (multituberkulaten) Zahn auf, als entstanden durch die Verschmelzung einer Anzahl konischer Reptilienzähne und gleichzeitig damit eine Verschmelzung deren entsprechender Ersatzzähne miteinander und der ersten Reihe. Bei den mit drei Längsreihen von Höckern ausgestatteten Multituberkulatenzähnen kommt noch eine Verschmelzung entsprechender Zähne der dritten Dentition hinzu. Die Verschmelzung von Zähnen aufeinanderfolgender Dentitionen ist an sich nichts Wunderbares. Die zeitliche Differenz des Auftretens ist ja eine durchaus secundäre Erscheinung, und auch bei den höchsten Säugethieren tritt eine Verschmelzung der Anlagen beider Dentitionen bei der Bildung der echten Molaren ein.“

Kükenthal fasst den ursprünglichen Einzelzahn der Fische als Zahn erster Ordnung auf und stellt ihn den durch Verwachsung mehrerer entstandenen Gebilden, wie sie sich bereits innerhalb der Fischklasse finden, als Zähnen zweiter Ordnung gegenüber. Mit den letzteren vergleicht er die Reptilienzähne, von welchen manche auf eine ehemals erfolgte Verschmelzung hindeuten. Zu einer nochmaligen Verschmelzung kam es bei den Säugethieren, deren Backzähne also Zähne dritter Ordnung vorstellen, entstanden durch Verschmelzung von Reptilienzähnen. „Einfacher Fischzahn, Reptilienzahn und Säugethierbackzahn sind also miteinander nicht homologisirbar, sie repräsentiren vielmehr drei verschiedene, durch Verschmelzung hervorgegangene Stadien der Zahnentwicklung. Damit ist zugleich der einfache mechanische Grund der allmählichen Abnahme der Dentitionen gegeben.“

[2]) Ob alle Nebenhöcker an den Molaren der Säugethiere ursprünglich als getrennte Kegelzähnchen angelegt werden, oder ob ausnahmsweise auch wirkliche Aussprossungen in der Weise, wie Cope annimmt, vorkommen, ist, wie es scheint, bis jetzt nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Im Hinblick auf die zweispitzigen Amphibienzähne ist ein derartiger Vorgang nicht ohne Weiteres von der Hand zu weisen, doch sind — meint Röse — wohl auch diese zweispitzigen Zähne durch Verschmelzung von zwei einfachen Kegelzähnen entstanden.

zeitig, sondern in ganz gesetzmässiger Reihenfolge, wie dies aus der Röse'schen Schrift des Näheren zu ersehen ist. Ich will nur bemerken, dass im Ober- wie im Unterkiefer meist der vordere laterale Höcker sich zuerst ausbildet und dass die anderen (der hintere laterale, der vordere linguale u. s. w.) nachfolgen.

Auf das Bestreben, solche Verschmelzungen von Einzelzähnen einzugehen, weist ja auch schon das Gebiss vieler Fische hin (Rochen, Plectognathi gymnodontes, Scarus, Sarginae u. a. Teleostier, Dipnoër). Auf die hier massgebenden Gesichtspunkte will ich nicht weiter eingehen, dagegen möchte ich speciell für die Säugethiere und den Menschen noch einmal auf die hier erfolgte und oben schon erwähnte Verkürzung der Kiefer hinweisen. Darin liegt aber, wie Röse in Uebereinstimmung mit M. Schlosser sehr richtig bemerkt, ein Momentum disponens für die Zusammenschiebung und schliessliche Verschmelzung der Kegelzähne. Bei den langkieferigen, ihre Nahrung nur fassenden, aber nicht kauenden und mahlenden Amphibien und Reptilien fallen jene Gesichtspunkte fort, und deshalb begegnen wir auch dort keinem Zusammenfluss der Kegelzähne zu Prämolaren und Molaren.

Die Urform der mehrhöckerigen Zähne wird durch den Trituberkulartypus repräsentirt (Cope), wie er am deutlichsten bei der mesozoischen Form Triconodon ausgesprochen ist, und dieser dreihöckerige Typus tritt heute noch in der Ontogenese beim Menschen und bei Marsupialiern auf, indem zuerst drei bestimmte Höcker weiter ausgebildet werden, als die übrigen, welche erst später in der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklungsreihe hinzukommen. — Ob die in vielen Fällen breiten, schaufelförmigen Schneidezähne und die häufig sehr starken Eckzähne ebenfalls polymeren Charakters sind, oder ob es sich nur um weitere Ausdehnung des Einzelzahnes handelt, lässt sich vor der Hand noch nicht mit Sicherheit entscheiden. Die Anlage der Schneidezahnpapillen des Menschen ist einfach, der Eckzahn dagegen besteht aus zwei Papillen, so dass dieser also hinsichtlich seiner Genese als vorderster Prämolar anzusehen ist, wie das Osborn, Tomes u. A. schon lange annehmen[1]).

Die typische Form der voll ausgebildeten oberen Molaren des Menschen ist eine vier-, diejenige der unteren eine fünfhöckerige. Die physiologische Reduction in der Höckerzahl der Mahlzähne (in Folge von Anpassung an Fleischnahrung), welche bei Europäern weiter fortgeschritten ist, als bei Nichteuropäern, betrifft immer zuerst den in der Ontogenese und Phylogenese zuletzt hinzugekommenen Höcker[2]). Im Uebrigen kommen die Combinationen, welche an dem Gebisse von Europäern gefunden werden, sämmtlich auch bei Nichteuropäern vor. So ist der Weisheitszahn nicht nur bei Europäern, sondern auch bei Nichteuropäern zurückgebildet, allerdings hier in geringerem Grade.

[1]) Die Kükenthal-Röse'sche Theorie wirft auch helle Schlaglichter auf die Verhältnisse bei Monotremen, sowie auf die complicirten Zahnformen bei Nagern und Elefanten. So entwickelt z. B. jede sogenannte Lamelle eines molaren Elefantenzahnes eine grosse Anzahl orgelpfeifenartig aneinander gereihter Einzelzähne.

[2]) Dies wäre im Oberkiefer zunächst der distal-linguale, und somit ist hier durch die secundäre Reduction die Form der menschlichen Molaren vielfach wieder zur trituberkularen Urform zurückgekehrt, ähnlich wie z. B. das Gebiss der Delphine durch Anpassung secundär zum homodonten Typus zurückgekehrt ist.

In extremen Fällen sinkt der Weisheitszahn zu einem stiftförmigen Zwergzähnchen herab, welches das Zahnfleich kaum oder gar nicht mehr durchbricht. Zuweilen kommt derselbe überhaupt gar nicht mehr zur Entfaltung, und dies gilt wieder mehr für europäische als für nichteuropäische Rassen, bei welchen er häufiger sogar noch drei Wurzeln besitzt (Zuckerkandl).

Nicht nur der Weisheitszahn des Menschen ist rudimentär, sondern auch der obere, seitliche Schneidezahn neigt zur Verkümmerung. Dabei ist aber zu bemerken, dass zuweilen auch noch Spuren eines vierten Mahlzahnes beobachtet werden, ja dass derselbe sogar ausnahmsweise noch zur Ausbildung kommen kann.

Die Anthropoiden besitzen im Oberkiefer noch drei vierhöckerige Mahlzähne, die unteren Mahlzähne tragen fünf Höcker an der Kaufläche. Im Gegensatz zum Menschen handelt es sich bei Affen um keine Variationen der Mahlzahnform (Zuckerkandl).

Die oben vom menschlichen Gebiss namhaft gemachten, regressiven Processe finden in der Säugethierreihe zahlreiche Parallelen. Bei den Edentaten haben Hensel, Reinhardt u. A. rudimentäre Incisivi gefunden. C. Röse bestätigte die Beobachtungen und wies nach, dass ursprünglich auch im Bereiche des Zwischenkiefers eine wohlausgebildete Zahnleiste vorhanden ist, welche sich aber frühzeitig zurückbildet, nachdem sie Veranlassung gab zur Bildung mehrerer Schneidezähne, die meist nicht durchbrechen, sondern innerhalb des Zahnfleisches wieder resorbirt werden. Im Zwischenkiefer der Wiederkäuer haben schon Pouchet et Chabry später Schwink und Mago eine Zahnleiste und rudimentäre Zahnanlagen in Form von kolbig verdickten Parthieen der Zahnleiste nachgewiesen. In ganz ähnlicher Form entdeckte C. Röse kürzlich rudimentäre Zahnanlagen bei der zahnlosen Gattung Manis. Alles weist hier darauf hin, dass die regressive Metamorphose des Gebisses bei den mittleren Schneidezähnen des Oberkiefers begonnen und dass sie sich von dort aus weiter nach hinten fortgesetzt hat. In gewissen Fällen treten noch rudimentäre Eckzähne sogar bei erwachsenen Wiederkäuern auf.

Der Narwal besitzt neben seinem mächtigen (3—4 m) Stosszahn noch einen Kameraden, der die Länge von 18 mm erreicht. Beim Narwalweibchen verkümmern beide Zähne und verbleiben im Kiefer. Ausser diesen Zähnen besitzt der fötale Narwal noch ein zweites Paar von Schneidezähnen, von welchen beim ausgewachsenen Thier auch nicht die Spur vorhanden sein soll (Turner).

Hyperoodon besitzt zwei grosse kegelförmige Zähne vorne im Unterkiefer, die nicht vollständig durchbrechen, und in der Nachbarschaft derselben 12—13 kleine Zahnrudimente, die nur lose im Zahnfleische stecken. Aehnliche Rudimente finden sich bei Ziphius und bei den Bartenwalen. Dieselben verkalken rasch, fallen in kurzer Zeit aus oder werden resorbirt.

Die Bezahnung der meisten heterodonten Thiere ist eine reducirte. So ist z. B. beim Pferd der erste Backzahn rudimentär und fällt auch frühe aus. Die Umwandlungen, welche das Gebiss des Pferdes von der Eocänperiode an erfahren hat, sind bekannt. Das Palaeotherium, wie das Anchitherium und das Hipparion besassen die typische Zahl von 44 Zähnen. Aehnliche Beispiele liefern die Carnivoren, wo sich reducirte Molarzähne finden; so besitzen die Hyänen am ersten Molaris drei kräftig ausgebildete Kronenzacken, von welchen bei den Caniden

und den Feliden die eine Zacke allmählich rudimentär wird Der dritte untere Mahlzahn ist bei allen Caniden rückgebildet; im Oberkiefer fehlt dieser Zahn, nicht selten aber kommt er wieder zum Vorschein. Beim Bären finden sich verkümmerte Backen-, beim Vampyr (Chiroptera) verkümmerte Mahlzähne u. s. w.

Unter allen Säugethieren besitzen die carnivoren Beutler[1]) das vollständigste Gebiss, und unter ihnen weist Myrmecobius[2]) den grössten, von mesozoischen Säugern überlieferten Reichthum (44—50) an Zähnen auf. Nach O. Thomas würden die Zähne von Ornithorhynchus nicht nur, wie dies von Poulton behauptet worden war, in der Anlage vorhanden sein, sondern sie sollen für einen beträchtlichen Abschnitt des Lebens wirklich in Function treten, das Zahnfleisch also durchbohren, sich abnützen und dann nach Art der Milchzähne anderer Säugethiere ausfallen. Nach dem obengenannten Autor soll sich der Hornüberzug auf den Kiefern von Ornithorhynchus nicht über, sondern unter denselben, und ebenso rings in ihrer Umgebung entwickeln. Die in den Hornplatten vorhandenen Gruben sind die Spuren der ursprünglichen Alveolen, aus welchen die Zähne ausgefallen sind. Nach O. Thomas stimmen die Zähne von Ornithorhynchus weder mit denjenigen irgend eines lebenden noch fossilen Säugethieres oder Reptiles ganz überein; verhältnissmässig am nächsten kommen sie denjenigen mesozoischer Säugethiere (Mikrolestes, Plagiaulax u. s. w.)[3]).

Was die Nagethiere betrifft, so scheidet sie die einheitliche Configuration ihres Gebisses scharf von den übrigen Säugern, und die Frage, wie dieselbe entstanden ist, lässt sich nur durch Vergleichung mit Beutelthieren, an welche sich die sehr primitiven Nagethiere auch in anderen Organsystemen anschliessen, der Lösung näher bringen. Bei den Nagethieren ist der Verfall der Zahnanlagen im Unterkiefer weiter fortgeschritten, als im Oberkiefer.

[1]) Bei den herbi- oder frugivoren Beutlern findet eine mehr oder weniger starke Reduction namentlich der den Mundeingang umgebenden, d. h. der Schneide- und Eckzähne statt (Anbahnung des Nagethiergebisses).

[2]) Nach W. Leche besitzt Myrmecobius fasciatus am Gaumen jederseits eine knöcherne Leiste, welche dem Processus alveolaris des Oberkiefers parallel läuft. Dieselbe ist bei jungen Thieren am stärksten ausgebildet und ist, wenngleich weniger gut ausgeprägt, auch bei Jugendstadien anderer Beutler nachzuweisen. Sie steht offenbar zu dem Saugmechanismus, d. h. zu der mütterlichen Zitze in Beziehung und bildet sich später wieder zurück. In der Nähe jener Leiste, wie namentlich im hinteren Bezirk des Gaumens finden sich bei Myrmecobius fasciatus in der Schleimhaut mehrere Haufen von Hornzähnchen, und jeder Haufen besteht wieder aus mehreren nebeneinander liegenden Reihen solcher Zähnchen. Bei erwachsenen Exemplaren von Myrmecobius fasciatus fehlen mit jener Gaumenleiste auch die Hornzähne, wodurch erwiesen wird, dass beides functionell zusammengehörige und einander bedingende Gebilde sind. Bei den übrigen Marsupialiern wurden bis jetzt keine Hornzähne beobachtet. Dieser Befund an Myrmecobius weist offenbar auf sehr ursprüngliche Verhältnisse zurück, wie sie in letzter Zeit durch Gegenbaur bei Monotremen bekannt geworden sind. Es handelt sich dort, wie im Capitel über den Säugethierkehlkopf weiter ausgeführt werden wird, bei Echidna nicht nur um einen mit Hornzähnchen besetzten Gaumen, sondern auch um eine mit eben solchen Gebilden ausgestattete Zunge. Gegenbaur knüpft daran die Bemerkung, dass vor der molaren Differenzirung des Gebisses bei Monotremen die Zerkleinerung der Nahrung durch andere Organe, nämlich durch Zunge und Gaumen, erfolgt sein müsse.

[3]) Nach W. Leche sollen die Zähne von Ornithorhynchus in mancher Hinsicht an diejenigen gewisser Raubbeutler, wie z. B. der Dasyuridae, erinnern.

Im Unterkiefer findet sich keine Zahnleiste in der Lücke, während eine solche im Oberkiefer bei Lepus, Cavia und Sciurus (bei letzterem sogar mit Schmelzorganen) nachweisbar ist. Im Gegensatz zu den alten und conservativen Nagerformen der Lagomorphen und Sciuromorphen ist bei den stärker veränderten Myomorphen auch die embryonale Reduction der Zahnleistenlagen ungleich weiter fortgeschritten. An die Verhältnisse bei Lepus und Sciurus schliessen sich gleichartige Befunde an verschiedenen anderen lückenzähnigen Säugethieren an. (Vergl. oben das über die Ruminantia und Edentaten Mitgetheilte.)

Im Gegensatz zu den Anamnia und den Reptilien, wo eine vielfache und fast unbegrenzte Wiedererzeugung von Zähnen, wo also auf Grund der Zeitlebens functionsfähig bleibenden Zahnleiste ein beständiger Zahnwechsel stattfindet, erfolgt ein solcher bei Säugern in der Regel nur einmal, sodass man hier in weitaus den meisten Fällen von nur zwei „Dentitionen" sprechen kann. Dies bezeichnet man als den **diphyodonten Typus** und stellt ihm in jenen selteneren Fällen, wo kein Zahnwechsel erfolgt, den **monophyodonten Typus** gegenüber.

Die zuerst sich anlegende Zahngeneration wird als **Milchgebiss** bezeichnet. Dasselbe entspricht aber nach C. Röse nicht etwa der ersten Zahnreihe niederer Wirbelthiere und kann auch nicht parallelisirt werden mit irgend einer Zahnreihe der Reptilien u. s. w. Das Milchgebiss ist vielmehr entstanden zu denken durch Zusammenziehung mehrerer aufeinanderfolgender Zahngenerationen der Vorfahren in eine einzige mit soliderem Ausbau des Einzelzahnes. Die Summe aller übrigen, früher vorhandenen Zahngenerationen ist dann bei den diphyodonten Säugern zusammengedrängt in die zweite oder bleibende Zahnreihe. Dieser Rückbildungsprocess des früheren Zahnwechsels zu Gunsten der besseren Ausbildung des Einzelzahnes ist bei den Säugern mit beschränktem Zahnwachsthum am weitesten fortgeschritten bei Marsupialiern, bei welchen nur der letzte Prämolar und wahrscheinlich der letzte Incisivus superior einiger Arten aus der Ersatzleiste sich bildet, wo also die II. Zahngeneration nur durch einen einzigen Zahn repräsentirt wird. Ganz ähnlich wie bei den Beutlern gestaltet sich die Zahnentwicklung bei den Edentaten (Tatusia hybrida, Dasypus novemcinctus).

Bei der Ratte sind die Milchzähne spurlos verschwunden; es existiren übrigens bei den Nagern grosse Verschiedenheiten, und dasselbe gilt für die Insectivoren. So besitzt der Igel ein aus 24 Zähnen bestehendes Milchgebiss, während die Wechselzähne des Maulwurfs äusserst kleine Rudimente darstellen und bereits vor der Geburt verschwinden. Die Milchzähne der Spitzmaus — und dasselbe gilt für Rhinolophus und in den meisten Fällen auch für Robben — durchbrechen das Zahnfleisch niemals, sondern werden vor der Geburt resorbirt. Der Zahnwechsel erfolgt somit intrauterin, und die Milchzähne kommen hier gar nicht zur Verwendung. Diese Thiere sind also auf dem besten Wege, mit der Zeit jede Spur eines Milchgebisses zu verlieren.

Bemerkenswerth ist die Thatsache, dass bei Chiropteren, im Gegensatz zu den sonst im Allgemeinen sich deckenden Charakteren des definitiven und des Milchgebisses, der Unterschied zwischen beiden

besteht, dass ersteres nach dem heterodonten, letzteres aber nach dem homodonten Typus gestaltet ist.

Das Gebiss der Zahnwale ist ein ächtes Milchgebiss, oder besser: es gehört zur ersten Dentition, welche hier persistirt. Den stricten Beweis hiefür liefert das Auftreten von Ersatzzahnanlagen nach innen zu von den bleibenden Zähnen, die zwar bedeutend kleiner sind und nicht zum Durchbruch kommen, aber doch eine deutliche Schmelzkappe und sogar die charakteristische Schmelzpulpa besitzen. Es handelt sich also bei den Zahnwalen um keine monophyodonten Thiere. — Bei Bartenwalen finden sich in embryonaler Zeit die Anlagen von Backzähnen, durch deren Theilung, wie schon oben auf Grund der Kükenthal'schen Ergebnisse mitgetheilt wurde, einspitzige, kegelförmige Zähne entstehen; auch sie sind der Hauptsache nach dem Milchgebiss zuzurechnen.

Auch bei Edentaten finden sich Ersatzzahnanlagen.

Dadurch verliert die Hypothese von Flower und Thomas, dass die Milchbezahnung eine secundäre Erwerbung der höheren Säugethiere sei, ihre Stütze; d. h. schon die ältesten Säugethiere waren mindestens diphyodont, während die Monophyodontie und Homodontie mancher Säugethiere, z. B. der Zahnwale, als eine secundäre Erscheinung aufzufassen ist. Von den niederen zu den höheren Säugern aufsteigend sieht man, wie die zweite Dentition in Bezug auf Form und Leistung mehr und mehr die Oberhand gewinnt, während bei den niederen die erste überwiegt. In ihrer Anlage sind beide Anlagen gleichwerthig, beide wurzeln in der Zahnleiste, sie sind unabhängig voneinander (Kükenthal, C. Röse).

Mundhöhlendrüsen.

Wie die Augen- und die Hautdrüsen, so treten auch die Mundhöhlendrüsen erst bei terrestrischen Thieren, d. h. von den Amphibien[1]) an, auf. Sie haben hier die Aufgabe, die mit der äusseren Luft in Berührung kommenden Schleimhäute durch ihr Sekret anzufeuchten und so vor Vertrocknung zu schützen. Anfangs aus fast indifferenten, nur eine schleimige Masse producirenden Organen bestehend, differenziren sie sich später in Apparate, deren Sekret zur Verdauung in Beziehung tritt oder das auch, wie bei Giftschlangen und giftigen Sauriern, zu einer furchtbaren Waffe werden kann.

Mit ihrer immer höheren physiologischen Aufgabe geht morphologisch eine immer grösser werdende Mannigfaltigkeit in Zahl und Gruppirung Hand in Hand. Dabei wechselt auch der histologische Charakter der Art, dass man die verschiedensten Drüsenformen unterscheiden kann.

Amphibien.

Abgesehen von den Ichthyoden, Derotremen und Gymnophionen entwickelt sich bei allen Amphibien vom vorderen Theil des Mundhöhlendaches aus eine tubulöse Drüse, welche bei Urodelen ihrer Hauptmasse nach in den Hohlraum des Septum nasale resp. des Praemaxillare zu liegen kommt (**Glandula intermaxillaris s. inter-**

[1]) Bei Dipnoërn, so z. B. bei Protopterus, existiren nach W. N. Parker keine Mundhöhlendrüsen.

nasalis). Bei Anuren[1]) erscheint sie noch weiter nach vorne gerückt und ist voluminöser; hier wie dort aber münden ihre Ausführungsgänge in der vorderen Kopfgegend am Gaumen aus; besorgt wird diese Drüse vom Ramus nasalis Trigemini und von dem Ramus palatinus des Facialis. Bei Anuren findet sich in der Choanengegend noch eine zweite, ebenfalls von dem obengenannten Ast des N. facialis sowie von einem Verbindungsast desselben mit dem betreffenden Trigeminuszweig versorgte Drüse, welche ihr Sekret theils in die Choanenöffnung, theils in den Rachen ergiesst (Rachendrüse).

Auch in der Zunge der Amphibien liegen zahlreiche Drüsenschläuche. Letztere werden vom N. glossopharyngeus versorgt; ein Ramus lingualis des III. Trigeminus existirt bei Amphibien noch nicht.

Die Gymnophionen, wie vor Allem Epicrium glutinosum sind vor den übrigen Amphibien durch einen besonderen Reichthum an Mundhöhlendrüsen ausgezeichnet. Eine Glandula intermaxillaris fehlt zwar, dafür aber finden sich starke Drüsenapparate am oberen und unteren Mundrand, und da diese genetisch auf Hautdrüsen zurückzuführen sind, so liegt der Gedanke (vgl. das Capitel über die Haut der Amphibien) sehr nahe, es möchte sich hierbei um Giftdrüsen handeln. Die Ausführungsgänge münden dicht neben den Zähnen. — Ausserdem finden sich Drüsen an der medialen Wand der Choanenspalte, ferner am Gaumen zwischen den Zahnreihen des Oberkiefers und des Vomers, sowie medianwärts von dem letzteren unter der Mittellinie des Kopfes (vgl. die mediane Gaumendrüse der Reptilien). Weiter finden sich Drüsen im Bereich der Zunge, am Unterkiefer und Mundhöhlenboden (P. und F. SARASIN).

Reptilien.

Bei Reptilien macht sich den Amphibien gegenüber insofern ein Fortschritt bemerklich, als es schon zu einer Sonderung in Drüsengruppen kommt. So unterscheidet man nicht allein eine der Intermaxillardrüse homologe **Gaumendrüse**[2]), sondern auch noch **Zungen-**[3]), **Unterzungen-**, sowie obere und untere **Mundranddrüsen**. Die obe-

---

[1]) In der Mundhöhle von Pelobates fuscus finden sich nach F. E. SCHULZE zahlreiche Geschmacksknospen und im Hintergrund des Mundhöhlendaches existirt ein reich entwickeltes System mehrzelliger Drüsen, die nicht in eine bindegewebige Grundlage eingebettet, sondern durchaus auf das Epithel beschränkt sind. Jede Drüse hat eine breite, kürbisartige Form mit schwach convexer Basalfläche und schwach dellenartig vertiefter Endfläche im Niveau der Epitheloberfläche. Die Drüsenzellen sind langgestreckt und liegen dicht aneinander. In der bindegewebigen Grundlage der Drüsen findet sich ein dichtes Blutgefäss-Capillarnetz.

Einige jener Drüsen finden sich auch am Boden der Mundhöhle und zwar jederseits in der Gegend des Einganges zur Kiemenhöhle, sowie am hinteren Abhange des Kehlkopfes.

[2]) Man unterscheidet eine mediale-, vomerale- und eine lateral-maxillare, in der Schleimhaut des Processus palatinus maxillae gelegene Gruppe von Gaumendrüsen. Erstere wird vom R. palatinus des N. facialis, letztere von R. supramaxillaris N. trigemini versorgt. Bei einigen Schildkröten (Testudo) findet sich eine in das hohle Nasenseptum einwuchernde „prämaxillare“ Gaumendrüse. Sie wird vom I. Trigeminus versorgt.

[3]) Bei Anguis, Pseudopus und Lacerta ist die Zunge äusserst reich an secernirenden Elementen, welche sich jedoch nicht zu wirklichen Drüsen angeordnet und differenzirt haben; es handelt sich hier um Einsenkungen des Epithels, die von Becherzellen ausgekleidet sind und deutliche Uebergänge zur Drüsenbildung aufweisen (v. SEILLER).

ren derselben zerfallen in eine maxillare und prämaxillare Portion. Letztere erhält ihre Nerven vom R. opthalmicus des Trigeminus, erstere vom R. maxillaris superior dieses Nerven. (Ein Ramus lingualis des III. Trigeminus fehlt den Crocodilen.) Durch einen besonders grossen Drüsenreichthum ausgezeichnet sind die Chamäleonten und die Ophidier, bei welch letzteren die Specialisirung der einzelnen Drüsengruppen am weitesten geht. Aus einem Theil der im Bereich der Oberlippe liegenden **Mundranddrüse** differenzirt sich bei Giftschlangen die Glandula venenata. Sie ist in eine feste, fibröse Scheide eingepackt und steht unter mächtiger Muskelwirkung, sodass das Secret mit grosser Energie in den Giftcanal (Fig. 262 *Gc*) und von da in den Giftzahn (†) entleert werden kann.

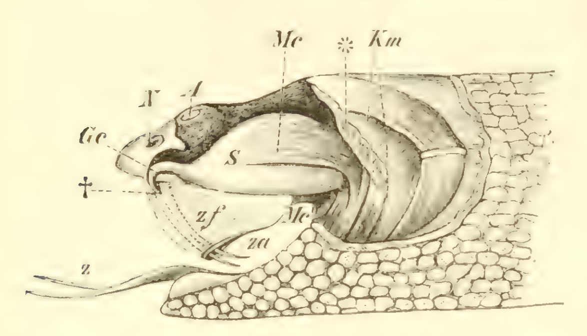


Fig. 262. Der Giftapparat der Klapperschlange. *S* Der fibröse Giftsack, welcher unter der Herrschaft des Musculus constrictor *Mc* steht. Bei *Mc*[1] sieht man eine Fortsetzung des letzteren zum Unterkiefer hinabsteigen, *Gc* der aus der Giftblase entspringende Ausführungsgang, welcher sich bei † in den Giftzahn einsenkt. Letzterer steckt in einer grossen Schleimhauttasche *zf*, die man sich über ihn weglaufend zu denken hat, *Km* frei präparirte Kaumuskeln, die zum Theil (bei *) im Schnitt erscheinen. Nach hinten davon sieht man den Schnittrand des Schuppenkleides, *N* Nasenöffnung, *A* Auge, nach vorne und oben luxirt, *z* Zunge, *za* Mündung des Giftcanales.

Eine ähnliche giftige Eigenschaft besitzt die Unterzungendrüse eines mexikanischen Sauriers, des Heloderma horridum. Sie entleert sich durch vier, den Unterkieferknochen durchbohrende Ausführungsgänge vor den Furchenzähnen des Unterkiefers.

Bei Seeschildkröten und Crocodiliern finden sich keine grösseren, d. h. zu Gruppen vereinigten Drüsenorgane in der Mundhöhle. Bei Testudo graeca existiren sehr starke Glandulae sublinguales, die vom N. alveolaris inferior versorgt werden. Wahrscheinlich gehört dieser Nerv ins Facialisgebiet (Chorda tympani).

Vögel.

Bei Vögeln — und dies gilt vor Allem für Klettervögel — finden sich gut entwickelte, vom N. glossopharyngeus versorgte Zungendrüsen. Dass sie denjenigen der Saurier homolog sind, kann keinem Zweifel unterliegen, ob aber die in den Mundwinkel einmündende Drüse (Mundwinkeldrüse) der hinteren Oberlippendrüse resp. der Giftdrüse der Ophidier entspricht, erscheint noch nicht sicher ausgemacht; wahrscheinlich handelt es sich um einen neuen Erwerb. Die medianen Gaumendrüsen der Vögel sind den gleichnamigen der Saurier nicht homolog, und dasselbe gilt für die seitlichen Gaumendrüsen. Lippendrüsen fehlen spurlos.

Giacomini unterscheidet bei den Vögeln 1. Drüsen am Boden der Mundhöhle, 2. eigentliche Zungendrüsen (beide sind vom N. glossopharyngeus versorgt), 3. Mundwinkeldrüsen (vom R. mandibularis Trigemini ver-

sorgt, inconstant, eventuell durch „Buccaldrüsen“ ersetzt), 4) Gaumendrüsen (theils vom I., theils vom II. Ast des Trigeminus und vom Plexus spheno-palatinus versorgt). (Bezüglich ihrer Entwicklung und feineren Structur verweise ich auf die Originalarbeit (s. d. Literaturverzeichniss).

Im vorderen Unterkieferwinkel liegt bei den Vögeln sehr oberflächlich die sog. Gl. submaxillaris anterior. Sie wird von der Chorda tympani versorgt, und ihre Homologie mit der „Gl. sublingualis“ der Saurier liegt auf der Hand. Ausser dieser Drüse existirt bei Vögeln noch eine Gl. submaxillaris (sublingualis) posterior. Dieselbe wird vom Glossopharyngeus versorgt und ist als eine von der Zunge herabgerückte Zungendrüsenparthie zu betrachten. Vielleicht gab dazu das Auswachsen des Schnabels und die Reduction der Zunge den Anstoss (Gaupp).

Säuger.

Bei Säugern unterscheidet man ihrer Lage nach drei Drüsen: 1. eine Gl. parotis, 2. eine Gl. submaxillaris und 3. eine Gl. sublingualis. Jede mündet mit einem starken Ausführungsgang (Ductus Stenonianus, Whartonianus und Bartholinianus) in die Mundhöhle ein.

Die erstgenannte entspricht vielleicht der Mundwinkeldrüse der Vögel, keineswegs aber — dagegen spricht die verschiedene Innervation — der Giftdrüse der Schlangen. Ihre Stammesgeschichte ist noch sehr dunkel und weist jedenfalls nicht auf Drüsen am oberen Mundrand zurück. Vielleicht handelt es sich auch um eine neue, erst in der Reihe der Säugethiere gemachte Erwerbung.

Dass die beiden anderen Drüsen den Unterzungendrüsen der niederen Thierklassen homolog sind, bedarf keines besonderen Beweises, und dies gilt auch für die zahlreichen, seitlich von der Zunge in die Mundhöhle einmündenden Schleimdrüsen.

Die Gl. submaxillaris erhält ihre Nerven aus dem Ganglion submaxillare, dem sie durch die Chorda tympani zugeführt werden. Ebenso gelangen Fasern durch den R. sublingualis zur Gl. sublingualis. Die Nervenfasern der Parotis stammen aus dem Glossopharyngeus und gelangen zur Drüse auf dem Wege des Petrosus superficialis minor — Ganglion oticum Arnoldi — Auriculo-temporalis.

Bei Echidna liegen die Parotiden nicht, wie gewöhnlich, vor der Ohröffnung, sondern weit hinten, etwa in der Mitte des Halses, unmittelbar unter der Haut. Der in Folge dieses Umstandes sehr lange Ausführungsgang kreuzt den äusseren Gehörgang und mündet dann am Vorderrand des Masseter in die Mundhöhle. Von den bei Echidna jederseits doppelt vorhandenen Submaxillardrüsen ist die eine ausserordentlich gross. Auch bei Edentaten gelangen die Speicheldrüsen zu sehr kräftiger Entwicklung. Bei Cetaceen fehlen sie gänzlich.

Zunge.

Einwärts von den Kiemenbögen entwickelt sich ein weiteres wichtiges Organ der Mundhöhle, nämlich die **Zunge**.

Fische und Dipnoër.

Bei **Fischen** hat die Zunge meist noch einen rudimentären Charakter, indem sie, abgesehen von den Cyclostomen, wo sie

beim Sauggeschäft eine wichtige Rolle spielt, nur einen mehr oder weniger dicken Schleimhautüberzug der Copularia des Visceralskelets, d. h. des Zungenbeines, darstellt. In Folge dessen ist sie nur in Gemeinschaft mit dem Visceralskelet beweglich und fungirt, da sie mit Papillen ausgestattet ist, als Empfindungsorgan. Sie kann auch, wie wir schon früher gesehen haben, auf ihrer freien Fläche Zähne tragen (gewisse Teleostier). Von ihrer Umgebung, d. h. vom übrigen Mundhöhlenboden, ist sie bald mehr, bald weniger scharf abgegrenzt, ja in gewissen Fällen, wie bei Plagiostomen und besonders bei Polypterus, erhebt sie sich darüber mit freien Seitenrändern und freier Spitze. Aehnliches gilt für die Dipnoër; auch hier besitzt die Zunge noch keine Eigenmuskulatur.

Amphibien und Reptilien.

Bei Amphibien und Reptilien kann man von einer Eigenmuskulatur, d. h. von einer selbständigen, von derjenigen des Visceralskelets unabhängigen Bewegung der Zunge reden[1]). Zugleich ist das Organ verhältnissmässig voluminöser geworden, hat eine zart papillöse, sammetartige Oberfläche gewonnen und nimmt schon einen grösseren Theil der Mundhöhle ein.

Bei Ichthyoden zeigt die Zunge ein vom Fischtypus nur sehr wenig abweichendes Verhalten; allein von den Salamandrinen und vollends von den Anuren an erscheint ein entschiedener Fortschritt angebahnt[2]).

Die Beweglichkeit der Zunge wechselt nach den einzelnen Amphibiengruppen sehr stark, und dies gilt auch für die Reptilien. Der Grund davon liegt hier wie dort in der Verschiedenheit ihrer Befestigung am Boden der Mundhöhle. In der Regel ist sie bei Amphibien nur mit ihrem Vorderende oder einem Theil ihrer Ventralfläche angewachsen, oder aber ist sie ringsum frei und kann, wie ich dies bereits im Jahre 1875 für Spelerpes dargethan habe, oder unter den Reptilien bei Chamaeleo, vermittelst eines complicirten Mechanismus weit aus der Mundhöhle hervorgeschossen werden (Fig. 263).

Bei den Reptilien ist die freiere Beweglichkeit der Zunge zur Regel geworden. In formeller Beziehung unterliegt sie hier noch zahlreicheren Variationen als bei Amphibien, und dies gilt namentlich für die Saurier, die deshalb als Vermilinguia, Crassilinguia, Brevilinguia und Fissilinguia unterschieden werden. Aus der die letztgenannte Gruppe charakterisirenden gespaltenen Zungenform ist diejenige der Schlangen hervorgegangen. Bezüglich der verschiedenen Typen verweise ich auf Fig. 265 und 266.

Die geringste Beweglichkeit besitzt die Schildkröten- und Crocodilierzunge.

[1]) Dieselbe entstammt den Myotomen der vordersten Rumpfgegend, und zwar kommen speciell bei Lacerta die fünf ersten Myotome in Betracht. Von diesen wachsen fünf convergirende Stränge aus, welche, um den aboralen Winkel der Kiementaschengegend herumbiegend, ventralwärts gegen den Unterkiefer laufen. Diesen Strängen gesellt sich der N. hypoglossus bei (van Bemmelen).

[2]) Eine Ausnahme machen nur die Aglossa, wo das Organ sogar noch geringer entwickelt ist als bei Ichthyoden.

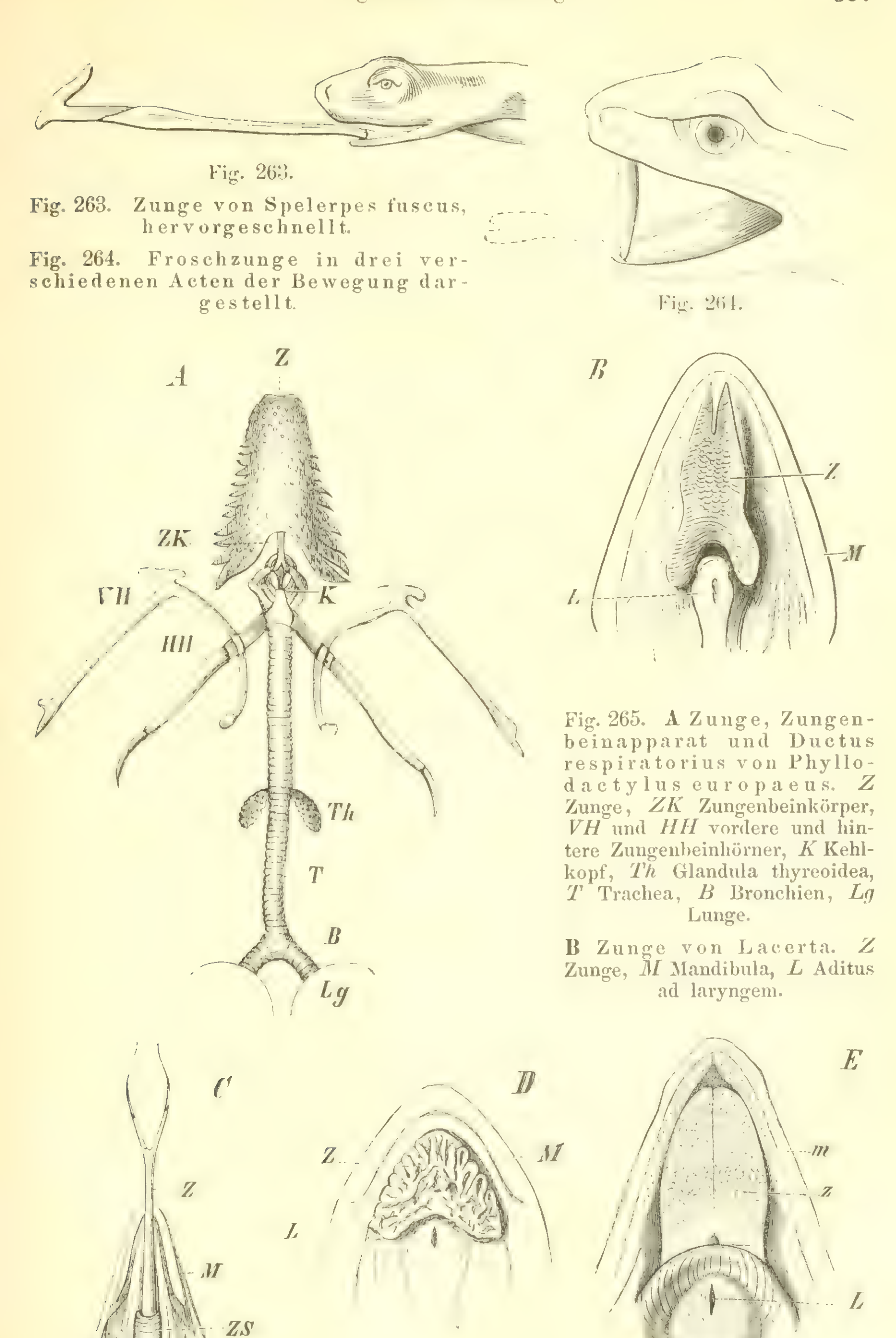


Fig. 263. Zunge von Spelerpes fuscus, hervorgeschnellt.

Fig. 264. Froschzunge in drei verschiedenen Acten der Bewegung dargestellt.

Fig. 265. **A** Zunge, Zungenbeinapparat und Ductus respiratorius von Phyllodactylus europaeus. *Z* Zunge, *ZK* Zungenbeinkörper, *VH* und *HH* vordere und hintere Zungenbeinhörner, *K* Kehlkopf, *Th* Glandula thyreoidea, *T* Trachea, *B* Bronchien, *Lg* Lunge.

B Zunge von Lacerta. *Z* Zunge, *M* Mandibula, *L* Aditus ad laryngem.

Fig. 266. **C** Zunge von Monitor indicus, **D** von Emys europaea, **E** vom Alligator. *M* Mandibula, *L* Aditus ad laryngem, *ZS* Zungenscheide, *Z* Zunge.

Vögel.

Die Zunge der Vögel ist im Allgemeinen muskelarm und besitzt einen hornigen, häufig mit Papillen und spitzen Widerhaken versehenen Ueberzug, ja sie kann sogar, wie bei manchen Reptilien, an ihrem Vorderende gespalten, also gegabelt sein (Colibris), oder eine pinselartige Form gewinnen. Bei Spechten, auf deren ausserordentlich entwickelte Epibranchialia ich schon im Capitel über den Schädel verwiesen habe, kann sie mittelst eines complicirten Muskelapparates weit aus der Mundhöhle hervorgestossen werden und dient als Greiforgan.

Alle diese Modificationen sind als Anpassungserscheinungen an die Art und Weise der Nahrungsaufnahme zu erklären.

Am meisten entwickelt sich die Zunge der Raubvögel und Papageien, bei welch letzteren sie ein breites, dickes, fleischiges Organ darstellt; allein ihre weiche, teigige Beschaffenheit beruht speciell bei Papageien nicht sowohl auf einer stark entwickelten Eigenmuskulatur, als vielmehr auf Fett, Gefässen und Drüsen. Gleichwohl ist eine Eigenmuskulatur bei Papageien — und dies ist auch bei der Wachtel der Fall — wohl ausgeprägt (Prinz Ludwig Ferdinand von Bayern). Dasselbe gilt bis zu einem gewissen Grade auch für die Lamellirostres und für Phoenicopterus. In scharfem Gegensatz zu jenen grossen Zungen steht die kleine, rudimentäre Zunge des Pelikans, des Storches u. a.

Säuger.

Bei Säugern hat die Zunge nach Volumen, Beweglichkeit und vielseitigster Functionsfähigkeit ihre höchste Entwicklung erreicht und unterliegt, wie überall, in ihrer Form den allerverschiedensten Anpassungen. Die Eigenmuskulatur ist stets reich entwickelt; auch macht sich da und dort auf ihrer Oberfläche ein Verhornungsprocess bemerklich, wie z. B. bei Felinen. Meist besitzt sie eine platte, vorne abgerundete, bandartige Form, ist drüsenreich und vorstreckbar. An ihrer Unterfläche findet sich, und zwar in stärkster Ausprägung bei Prosimien, ein Faltensystem, das von Gegenbaur als **Unterzunge** beschrieben worden ist. Im Innern desselben muss sich früher, ähnlich wie dies bei Stenops heute noch der Fall ist, ein knorpeliges Stützskelet entwickelt haben, und dieses ist als ein Erbstück von niederen Vertebraten (Reptilien) zu betrachten. Daraus erhellt, dass die eigentliche Säugethierzunge mit den Zungen niederer Vertebraten nicht direct homologisirbar ist, dass sie also bis zu einem gewissen Grade eine neue Erwerbung darstellt, die wahrscheinlich aus dem hintersten Theil der sich allmählich rückbildenden Unterzunge her ihre Entstehung genommen hat (Gegenbaur).

Glandula thyreoidea.

Nach ihrer ganzen Anlage, Vascularisation und Innervation stellt die Schilddrüse einen ab origine unpaaren, ventralen Appendix der Kiemenhöhle dar, welcher sich über die Gegend der vier oder fünf ersten Kiemenspalten weg erstreckt und der im Lauf der Entwicklung in zwei Lappen zerfallen kann. Zu dieser unpaaren Anlage treten bei Säugern noch paarige, im hinter-

sten Abschnitt der Visceralbögen entstehende Theile hinzu[1]).

Bei **Ammocoetes** bleibt die Schilddrüse, die hier zu röhrenartigen, von Flimmerepithelien ausgekleideten Bildungen auswächst, mit der Mundhöhle zwischen der dritten und vierten Kiemenspalte in offener Verbindung. Bei **Petromyzon** bildet sich das Organ zum grössten Theil zurück; aus dem Rest gehen Follikelhaufen hervor, wie sie in der Schilddrüse aller Wirbelthiere zur Beobachtung kommen.

Bei **Selachiern** verharrt die unpaare Anlage in ihrer ursprünglichen Form und liegt unter der Symphyse des Unterkiefers genau in der Medianlinie im Theilungswinkel des Kiemenarterienstammes. Bei erwachsenen **Teleostiern** stellt sie ein paariges, im Bereich des Hinterendes vom ersten Kiemenbogen liegendes Organ dar.

Die Schilddrüse der **Dipnoër**, und zwar speciell diejenige von Protopterus, besteht nach W. N. Parker aus einem quergelagerten, schmalen Körper, welcher in der Mittellinie eine schwache Einschnürung und dadurch die Andeutung eines Zerfalls in zwei Lappen erkennen lässt. Die mediane Parthie des Organes liegt genau am Vorderende der visceralen Muskulatur.

Bei **Urodelen** und **Anuren** handelt es sich, wie überall, um eine unpaare Entstehung, später aber kommt es zur Theilung, und dann liegen die betreffenden, aus einem Conglomerat von glashellen, epithelialen Bläschen bestehenden Gebilde bei Urodelen[2]) an der hinteren Seite des II. Keratobranchiale.

Bei Anuren findet sich die Schilddrüse jederseits an der ventralen Fläche des hinteren Zungenbeinhorns, medial von der vordersten Ausstrahlung des M. rectus abdominis (M. sternohyoideus), oder sie ist zwischen deren Fasern eingeschoben.

Was man bisher als Schilddrüse bei Anuren beschrieben hat, sind die sogenannten vorderen und ventralen Kiemenreste (Fr. Maurer). Lateralwärts davon liegen die auch bei Urodelen vorkommenden Epithelkörperchen (die seitherigen Nebenschilddrüsen der Anuren), und endlich sind noch die postbranchialen Körper zu erwähnen. Bei Urodelen unpaar, liegen dieselben bei Anuren in paariger Anordnung zu beiden Seiten des Kehlkopfeinganges. Sie entsprechen den von van Bemmelen bei Selachierembryonen, bei erwachsenen Selachiern und Ganoiden entdeckten Suprapericardialkörpern (Epithelausstülpungen der ventralen Schlundwand hinter der letzten Kiemenspalte) und sind hier wie dort als letzte Reste früher vorhandener Kiemen zu deuten. Alle diese Gebilde werden von der Carotis externa versorgt.

Was die **Glandula carotica** betrifft, so stehen sich bezüglich ihrer Genese zwei Ansichten gegenüber. Während sie nämlich Stieda, Rabl

[1]) Ob diese auch in gewissen Befunden bei niederen Vertebraten ihre Parallele haben, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

[2]) Wahrhaft monströs entwickelt ist die Schilddrüse bei Siren lacertina, wo sie aus fünf Lappen besteht, welche sich in der Regel nach vorne zu zu einem unpaaren, medianwärts gelagerten Lappen verbinden. Die ganze Drüsenmasse liegt am Vorderende und am Innenrand der Mm. Keratohyoidei externi (Harris H. Wilder). Bei Proteus ist die Schilddrüse dreifach, d. h. man unterscheidet einen unterhalb des hinteren Endes vom Basibranchiale liegenden unpaaren, und einen paarigen, unterhalb des I. Keratobranchiale gelegenen Abschnitt. Letzterer liegt dem Mundepithel viel näher als der erstere (A. Oppel).

und MAURER aus dem Epithel einer Schlundspalte, resp. eines Kiemenbogens ableiten, lassen sie KASTSCHENKO, MARCHAND, PALTAUF und SCHAPER aus einer umschriebenen Wucherung der adventitiellen Scheide der Carotis interna (primitiva) hervorgehen. Auch in histologischer Beziehung waren die Meinungen über das in Frage stehende Organ getheilt; so wurde dasselbe von LUSCHKA für eine in die Kategorie der Nerven- und Blutgefässdrüsen gehörige Drüse, von ARNOLD aber für ein arterielles Wundernetz, einen Plexus oder Glomerulus von Gefässen, deren Wandungen sich durch grossen Zellenreichthum auszeichnen, erklärt.

Wahrscheinlich kommt die formell sehr variable Glandula carotis allen Säugethieren, und zwar bald näher, bald entfernter der Carotistheilung, zu, während bei den Vögeln an der Carotisbifurcation kein homologes Organ existirt; dasselbe gilt für Amphibien und Reptilien. Die sog. Carotisdrüse der Amphibien (RANA), eine tonnenförmige Anschwellung der Carotis an der Abgangsstelle der Arteria hyoideo-lingualis, ist der Glandula carotica der Säuger nicht homolog (SCHAPER). Sie stellt bei Rana ein theilweise cavernöses, theilweise capilläres Gebilde, bez. ein ächtes Wundernetz mit glatten Muskelzellen, lockerem Bindegewebe und Pigment dar. Dasselbe ist im Gegensatz zu den Säugethieren, wo es sich um ein directes Organ handelt, in den Verlauf der Carotis unmittelbar eingeschaltet (ZIMMERMANN). Aehnlich verhält es sich nach BOAS bei den Bufonen und den Salamandrinen (vgl. Fig. 324). Bei Fischen ist eine Carotisdrüse bis jetzt nicht nachgewiesen, doch scheint es, dass die bei Chimaera monstrosa, bei Rochen und Haien vorkommenden sogenannten Axillarherzen einer solchen entsprechen.

Vielleicht ist die Glandula carotis überhaupt nicht das einzige Organ sui generis im thierischen Körper, sondern besitzt noch, was seine physiologische Function betrifft, Parallelen an anderen Stellen (Steissdrüse, Nebennieren?).

Was den histologischen Bau der Carotisdrüse des Menschen und der Säugethiere betrifft, so gestaltet sich derselbe nach A. SCHAPER folgendermassen.

In der Umgebung findet sich ein lockeres, an Gefässen und Nerven reiches Bindegewebe, welches sich in nächster Nähe der Drüse zu einer Kapsel verdichtet. Von dieser erstrecken sich bindegewebige, von spärlichen glatten Muskeln durchsetzte Züge in das Innere hinein und sondern hier jene „Secundärknötchen" voneinander ab, die man auch makroskopisch als leicht prominirende Körnchen an der Oberfläche unterscheiden kann. Aus der bindegewebigen Umhüllung der „Secundärknötchen", welche beim Menschen im Alter an Masse gewinnt, gehen weitere zarte Faserzüge ab, welche zur Sonderung weiterer Abtheilungen („Zellballen", drüsige Elemente der meisten Autoren) führen. Auf demselben Wege dringen auch Blutgefässe und Nerven ins Innere des Organes, und da, wo das Hauptgefäss eintritt, kann man eine Art von Hilus unterscheiden.

Die kleinsten Arterien lösen sich in den Zellballen knäuelartig auf, ohne dass man jedoch von Wundernetzen sprechen kann. Ganglienzellen sind, wenn auch spärlich, vorhanden. Die Maschenräume des Bindegewebes sind von „typischen Zellen" erfüllt, die da und dort ein auffällig epitheliales Aussehen besitzen. Ihre wahre Natur liegt nicht klar.

Bei **Coecilia** liegt die Schilddrüse am vorderen Umfang des M. levator ultimi, bei **Siphonops** dagegen an der Kreuzungsstelle des Hypoglossus mit dem Vagus.

Bei manchen **Sauriern**, worüber man VAN BEMMELEN sehr werthvolle Aufschlüsse verdankt, trifft man sie hinter der Mitte der Trachea, bei **Cheloniern, Crocodiliern** und **Ophidiern** ist sie, wenn auch unpaar, so doch oft zweilappig und liegt über den grossen Gefässen, nachdem diese aus dem Herzen herausgetreten sind. Histologisch stimmt sie mit der Fisch- und Batrachier-Thyreoidea vollkommen überein, d. h. sie besteht aus einem Aggregat zahlreicher, mit einem wasserhellen, eiweisshaltigen Inhalt gefüllter, runder und von Epithelien ausgekleideter Blasen, zwischen welche sich Trabekel von der das gesammte Organ umgebenden fibrösen Aussenhülle hineinziehen[1].

Ebenfalls vor dem Herzen, am Ursprung der Carotiden liegend, aber paarig angeordnet, treffen wir, wie oben schon erwähnt, die Schilddrüse bei den **Vögeln.**

Unter den **Säugethieren** endlich ist der zwei- beziehungsweise dreilappige Charakter der Schilddrüse allgemein verbreitet, und zwar löst sich das Organ, was auch schon bei den Reptilien und Vögeln der Fall ist, von der Schlundwand vollständig ab und kommt immer mehr auf die Ventralseite der Trachea resp. des Larynx zu liegen. Dabei sind die beiden Seitenlappen entweder vollständig getrennt oder sie sind durch einen mehr oder minder starken Isthmus, der dem früher schon erwähnten mittleren Lappen entspricht, miteinander verbunden. Letzteres gilt auch speciell für den Menschen, wo das Organ stets eine stattliche Grösse erreicht und wo auch sogenannte Nebenschilddrüsen keine seltenen Erscheinungen sind.

Was die oben erwähnte, von zwei verschiedenen Punkten aus erfolgende Anlage der Säugethierschilddrüse betrifft, so gestalten sich die Verhältnisse hierbei folgendermassen. Vom Zungengrund, d. h. von der dem Foramen coecum der menschlichen Zunge entsprechenden Stelle aus, erstreckt sich ein zur Bildungsgeschichte der Zunge in engsten Beziehungen stehender, epithelialer Canal (Ductus thyreoglossus, HIS) nach abwärts in die Gegend der späteren Cartilago thyreoidea. Das untere Ende dieses sich abschnürenden und auswachsenden Canales verbindet sich nun aufs Innigste mit der zweiten paarigen Schilddrüsenanlage; die Entstehung der letzteren ist noch Gegenstand der Controverse. Nach BORN u. A. soll sie aus dem Epithel der vierten Kiementasche entstehen, welches

[1]) Ein unpaarer Suprapericardialkörper findet sich auch bei Lacerta. Wahrscheinlich kommen auch allen übrigen Vertebraten, die Knochenfische ausgenommen, Suprapericardialkörper zu. Sicher sind sie nachgewiesen bei Selachiern, Ganoiden, Urodelen, Anuren, Sauriern (Lacerta), Ophidiern und Vögeln. Bei letzteren hat man früher damit die „fünfte Kiementasche", welche als solche bei Vögeln nicht mehr zur Entwicklung kommt, verwechselt. Dabei ist nur im Auge zu behalten, dass die betreffenden Gebilde mit dem allmählichen Schwund der hinteren Kiementaschen ihre Ursprungsstelle immer mehr oralwärts verlegt haben, dass sie aber nichtsdestoweniger stets an der hinteren Grenze der Branchialgegend geblieben sind. In dieser Hinsicht wäre der Name „postbranchiale Körper", den MAURER den Suprapericardialkörpern gegeben hat, sehr bezeichnend, allein er wäre unter Aufrechthaltung der VAN BEMMELEN'schen Ansicht, dass es sich bei jenen rudimentären Organen um eine Modification von ursprünglichen Kiementaschen handelt, zu verwerfen. Bei der Mammalia entsprechen den Suprapericardialkörpern die seitlichen Schilddrüsen (vgl. diese).

röhrenartig auswächst, später solide Sprossen treibt und sich von seinem Mutterboden ablöst. Viel mehr Wahrscheinlichkeit besitzt die Ansicht von His und van Bemmelen, wonach die seitlichen Schilddrüsen nicht aus der vierten Kiementasche selbst, sondern aus der Schlundwand median von dieser Tasche („Fundus branchialis“, His) hervorgehen.

Erst in einem etwas späteren Stadium bildet sich die Schlundwand median von der vierten Kiementasche zu einem schlauchförmigen Körper mit dicker Epithelwand und deutlichem Lumen aus, an dessen lateraler Wand die eigentliche vierte Tasche als kleiner Anhang noch einige Zeit sichtbar bleibt. Der Zeitpunkt der Ausbildung der Suprapericardialkörper bei Säugethieren, nämlich nach bereits geschehener Anlage der hinteren (4.) Kiementaschen, ist vollkommen in Uebereinstimmung mit dem Augenblicke ihres Auftretens bei Anamnia und Sauropsiden.

Anfangs zeigt das ganze Organ unverkennbar einen drüsigen Bau, bald aber tritt eine Umgestaltung seiner gröberen und feineren Structurverhältnisse auf, die den ursprünglichen Drüsencharakter mehr oder weniger verwischt. Es kommt zum Zerfall in eine Anzahl solider Lappen und Läppchen, die erst später ein Lumen bekommen, von Bindegewebe umwachsen und ausserordentlich reich vascularisirt werden. Im Innern finden sich dann entweder, wie bei vielen Fischen und allen Amphibien, grosse, helle, blasige Follikel, die von einem Epithel ausgekleidet sind, oder es treten, wie dies bei höheren Wirbelthieren der Fall ist, daneben noch cylindrische Schläuche auf, die sich mehrfach verästeln, d. h. Sprossen treiben und ein Lumen bekommen, später aber zu soliden Kugeln abgeschnürt werden und den runden Follikeln gegenüber in den Hintergrund treten. Dabei spielen die anfangs lacunären, später aber enger werdenden und netzartig sich durchflechtenden Blutbahnen die allergrösste Rolle.

So besteht die normale, fertige, exquisit acinöse Schilddrüse der Säuger aus rings geschlossenen Drüsenblasen, die von einem reichen Capillarnetz und einer bindegewebigen Hülle umgeben sind. Durch letztere werden sie von den zunächst liegenden Blasen isolirt, und indem dann wieder mehrere Blasen zusammen einen gemeinsamen fibrösen Ueberzug erhalten, resultirt daraus der lappige Bau.

Nach O. Anderson, welcher die Verbreitung der Nerven in der Schilddrüse des Hundes untersuchte, findet dieselbe ganz in derselben Weise statt wie in den Speicheldrüsen und im Pankreas. Es treten die Nerven mit den Gefässen in die Drüsen hinein und folgen in ihrem weiteren Verlauf ganz den Arterienverzweigungen. Von den eintretenden grossen Nervenstämmen gehen zwei Arten von Nerven aus. Einerseits entsenden sie feine Aeste, welche die Gefässe umflechten und aus welchen dann freie Zweigchen in die Gefässwand eintreten. Ausser diesen perivasculären Nerven gehen aber von den Hauptstämmen auch noch gröbere und zartere Stämmchen hervor, die zu den Follikeln ziehen, um in dem sie umgebenden Bindegewebe unter Theilung der einzelnen Nervenfasern ein reichliches Geflecht feinster varicöser Nervenfasern zu erzeugen. Anastomosen zwischen denselben existiren nicht. Von den perifollikulären Geflechten gehen Endzweigchen aus, welche an der Aussenseite der Follikel endigen, den basalen Enden der Follikelzellen dicht anliegend. Ein Eindringen der Endausläufer zwischen die Epithelzellen ist nicht nachzuweisen.

So besitzen wir also in der Schilddrüse ein Organ, das in gewisser Beziehung zu den rudimentären zu rechnen ist, das aber andererseits

einen Functionswechsel eingegangen zu haben scheint. Dafür spricht seine bedeutende, bis zum vollendeten Körperwachsthum zunehmende Grösse, sowie die enorm reiche Versorgung mit starken Blutgefässen bei Säugethieren, wie z. B. beim Menschen, wo das Organ ungleich mehr Blut erhält, als selbst das Gehirn.

Es steht ausser allem Zweifel, dass die Schilddrüse eine hohe physiologische Bedeutung haben muss, wenn auch vor der Hand über das Wie noch keine klare Rechenschaft gegeben werden kann. Jedenfalls spricht das mikroskopische Verhalten des Organes (epithelialer Charakter) für eine secretorische Function, und offenbar handelt es sich dabei um Beziehungen zu den nervösen Centralorganen.

Ob es sich dabei um ein Sekret handelt, oder ob die Drüse die Aufgabe hat, dem Blute Stoffe zu entziehen, die dem Nervensystem schädlich sind, ist vor der Hand nicht zu entscheiden. Eines ist sicher: nach Exstirpation der Schilddrüse treten schwere nervöse Erscheinungen und zwar in sehr verschiedener Form auf. So hat man Idiotismus, Cachexia strumipriva, Muskelzuckungen, tetanische, atactische, apathische, klonische, epileptiforme Zustände, Schluck-, Circulations- und Athmungsstörungen beobachtet. Dabei ist aber zu bemerken, dass sich gegen die Exstirpation der Schilddrüse verschiedene Thierklassen verschieden verhalten. Bei Fleischfressern (untersucht sind: Hund, Fuchs, Katze) führen die auf motorischem, sensiblem und wohl auch intellectuellem Gebiet sich abspielenden schweren Krankheitserscheinungen fast stets zum Tode. Jene Erscheinungen treten in ähnlicher Form beim Menschen nach Exstirpation der kropfig entarteten Schilddrüse auf (Tetanie, Cachexia strumipriva, Myxodem).

Kaninchen, Ratte, Meerschweinchen, Schaf, Ziege, Pferd und Rind ertragen die Exstirpation ohne schwere Folgen. Offenbar hat also die Verschiedenheit der Lebensweise resp. des Stoffwechsels einen wesentlichen Einfluss auf die Operation.

Einen klaren Einblick in die Function der Schilddrüsen wird man erst von erneuten histologischen und physiologisch-chemischen Forschungen erwarten dürfen.

Glandula thymus.

Die stets eine bilaterale Anlage besitzende Thymus bildet sich bei **Selachiern**[1]) aus einer Epithel-Wucherung wenig unterhalb des oberen Winkels der I.—V. Kiemenspalte, und zwar in der Nähe der Vagus- resp. der Glossopharyngeus-Ganglien. Auch im Bereich des Spritzloches macht sich noch der Ansatz einer Thymusanlage bemerklich. Es handelt sich also um ein Material, welches ursprünglich wahrscheinlich dem Respirationsapparat dienstbar gemacht werden sollte; und dass es nicht mehr dazu kommt, beruht vielleicht darauf, dass die oberen Winkel der Kiemenlöcher von der dorsalen Kiemenmuskulatur überdacht werden. Durch letzteren Umstand kommt es zu allmählicher Abschnürung von Kiemenspalten-Epithel (A. Dohrn).

Bei den Dipnoërn (Protopterus) stellt die Thymus ein sehr

[1]) Nach Froriep wäre die Thymus bei Selachiern als ein Ueberbleibsel der Epibranchialganglien (vgl. die Kopfnerven) aufzufassen, und dies würde für ihre ektodermale Abkunft sprechen.

voluminöses Organ dar, welches dorsalwärts von den Kiemen seine Lage hat. Es zerfällt in eine mediale und laterale, durch Muskeln voneinander geschiedene Parthie. Die mediale schiebt sich, die Gefässe der äusseren Kiemen umgebend, zwischen Pharynx und Schädelbasis hinein, die laterale erstreckt sich unter allmählicher Verjüngung weiter nach hinten. Im Bereich des 1. Wirbels erfüllt die Thymus den Raum zwischen Pharynx und Kiemenmuskulatur vollständig, sodass der Pharynx in ihr Gewebe wie eingemauert erscheint. Das ganze Organ besitzt einen lymphadenoiden Charakter, ist reichlich von Leukocyten durchsetzt und führt auch theilweise Pigment (W. N. Parker).

Bei **Teleostiern** und **Urodelen** entsteht die Thymus wie bei Selachiern aus soliden Epithelwucherungen der dorsalen Enden der Kiemenspalten. Diese bilden sich theilweise wieder zurück, theilweise verschmelzen sie jederseits später zu einer spindelförmigen Masse, die nach aussen von den dorsalen Kiemenbögen an der Basis cranii zu liegen kommt. Später wandern von der Umgebung massenhaft lymphoide Zellen in das Gewebe ein, sodass der ursprüngliche, epitheliale Charakter immer mehr verwischt und durch Lymphfollikel ersetzt wird. Endlich findet eine theilweise Einschmelzung des lymphoiden Gewebes statt, das Organ zeigt sich von Höhlen durchzogen und verfällt der regressiven Metamorphose (Maurer).

Auf diese ursprünglich multiloculäre, d. h. aus mehreren oder allen Kiemenspalten erfolgende Anlage der Thymus, weisen auch meine Befunde an **Gymnophionen**, sowie die entsprechenden Verhältnisse bei **Schlangen** hin.

Bei **Lacertiliern**, bei denen sich in fötaler Zeit noch 5 Kiemenspalten anlegen, wovon die zwei hintersten frühzeitig wieder zu Grunde gehen, geht die Thymus aus der zweiten und dritten hervor, und das Organ besteht deshalb jederseits aus zwei hintereinander liegenden Abschnitten. Am hinteren hängt ein kleines Bläschen, welches an die Carotisdrüse der Amphibien erinnert.

Bei **Schlangen** bildet sich die Thymus aus der vierten und fünften Kiementasche. Die Reste der zweiten und dritten bleiben epithelial und haben mit der Thymus nichts gemein. Auch bei Schlangen besteht das Organ zeitlebens (wie bei Lacertiliern) aus zwei getrennten Lappen (van Bemmelen).

Aehnlich verhalten sich die **Chelonier** und **Crocodilier**, welch letztere im Jugendzustand eine lange, weit am Hals hin sich erstreckende Thymus besitzen. Eine solche charakterisirt auch die **Vögel**, bei denen sie sich hauptsächlich aus der dritten (?) und zum kleineren Theil auch noch von der vierten Kiemenspalte aus entwickelt. Auch hier legt sich eine aus dem unverbrauchten Epithelrest der dritten Kiemenspalte hervorgehende Carotisdrüse an (van Bemmelen).

Bei **Säugethieren** entsteht die Thymus als ein ursprünglich hohles Gebilde wesentlich aus dem Epithel der dritten Kiemenspalte, doch betheiligt sich daran auch noch die vierte und sogar, wenn auch nur sehr schwach, die zweite. Die epithelialen Elemente schnüren sich allmählich von der Oberfläche ab, wandern in Folge gewisser Wachsthumsverhältnisse des Halses und seiner Organe in die Tiefe, erfahren eine Zersprengung und schliessliche Veränderung. Indem es dann zur massenhaften Einwanderung von Leukocyten kommt,

nimmt das ganze Gebilde einen andern histologischen, und zwar einen lymphoiden Charakter an.

Ueber die physiologische Bedeutung der Thymus herrscht noch völliges Dunkel.

Was die Lage der Thymus anbelangt, so befindet sie sich bei Fischen und Dipnoërn in der Regel im Bereich der Kiemenhöhle, bei Amphibien hinten und oben vom Kiefergelenk, bei Reptilien in der Halsgegend in der Nähe der Carotis, bald weiter vorne, bald mehr nach hinten, dicht vor dem Herzen, wie z. B. bei Schlangen. Bei Vögeln (wie auch bei jungen Crocodiliern) erstreckt sie sich, wie schon oben erwähnt, als langes, bandartiges und auch mehr oder weniger gelapptes Organ den ganzen Hals entlang.

Bei Säugern endlich liegt die mächtige Thymus ihrer grössten Ausdehnung nach im Thorax, unmittelbar hinter dem Sternum, also ventral vom Herzen und den mit ihm in Verbindung stehenden, grossen Gefässen. Nur zum kleinsten Theil ragt sie, ventral und seitlich von der Trachea liegend, in die Halsgegend hinauf. Ihre Rückbildung scheint bei verschiedenen Säugethieren zeitlich sehr zu variiren und ist jedenfalls beim Menschen am genauesten studirt. Gegen das Ende des zweiten Lebensjahres scheint hier die Thymus auf der Höhe ihrer Entwicklung zu stehen und geht nun einer regressiven Metamorphose entgegen; allein bis ins höchste Greisenalter trifft man zuweilen verfettete, hinter dem Sternum liegende Residuen.

Nach WALDEYER bleibt die Thymus beim Menschen das ganze Leben hindurch bis zum höchsten Alter formell — in Gestalt des stets vorhandenen retrosternalen oder thymischen Fettkörpers — und auch geweblich — in heerdweisen oder diffus vertheilten Parenchymresten — erhalten. Man kann somit nach den einzelnen Stadien eine epitheliale, lymphoide und verfettete Thymus unterscheiden. Die Erhaltung von ansehnlichen Resten des lymphoiden Gewebes lässt auch im dritten Stadium noch an eine Function der Thymus denken.

Ueber die sogenannte Winterschlaf- oder Fettdrüse der Insectivoren, Nager und Fledermäuse ist entwicklungsgeschichtlich bis jetzt noch gar nichts bekannt. Das Organ liegt als eine lappige Masse im Brustraum, wo es beim Murmelthier, prävertebral verlaufend, bis zum Zwerchfell hinabragt; es erstreckt sich aber von hier aus auch noch an den Hals, unter die Scapula und sogar bis auf den Rücken.

Eine ähnliche Ausdehnung hat es bei der Wühlmaus, doch ragt es hier bis zur Kiefergegend hinauf; relativ am mächtigsten ist es beim Igel.

Histologisch ist es bis jetzt nur wenig bearbeitet, doch ist so viel sicher, dass es sich um keine eigentliche Drüse, sondern wahrscheinlich um ein lymphadenoides, fettreiches und ungemein reich vascularisirtes Gewebe handelt.

2) Vorderdarm im engeren Sinn.

Fische, Dipnoër und Amphibien. Während sich bei Amphioxus ein erweiterter Abschnitt des Nahrungscanales vielleicht als eine Art Magen bezeichnen lässt, ist ein solcher bei Cyclostomen[1]), Dip-

[1]) Bezüglich der bei der Umwandlung des Ammocoetes in Petromyzon im Bereich des Vorderdarmes sich abspielenden gewaltigen Veränderungen (Neubildung

noërn[1]), Chimären, bei gewissen Teleostiern und manchen Kiemenmolchen von dem übrigen, häufig einen ganz geraden Lauf einhaltenden Darmrohr nicht deutlich abgesetzt. In diesem Fall hat als einzige, äusserlich sichtbare Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm, wie früher schon angedeutet, jene Stelle zu gelten, wo der Gallenausführungsgang der Leber (Ductus choledochus) die Darmwand durchbohrt.

Bei anderen Fischen, wie z. B. bei Squaliden, allen Ganoiden, zahlreichen Teleostiern, den Derotremen, Salamandrinen und allen Anuren zeigt sich der Magen mehr oder weniger sackartig erweitert oder auch schlingenartig umgebogen, sodass man an ihm eine absteigende Parthie (Fig. 267 *M*) und ein rückläufiges Pylorusrohr unterscheiden kann (*PR*). Im Allgemeinen adaptirt er sich der Leibesform. So besitzen z. B. die Rochen und Anuren einen ungleich mehr in die Breite entwickelten Magen, als die meisten anderen Fische und Salamandrinen, und dieses Gesetz gilt auch für die Reptilien (vergl. Fig. 268). Die grössten formellen Schwankungen zeigt der Magen der Tele-

Fig. 267.

Fig. 267. Tractus intestinalis eines Squaliden. *H* Herz, *Pc* durchschnittenes Pericard, *Sv* Sinus venosus, *L*, *L* Die beiden Leberlappen, auseinandergeklappt, sodass der Magen (*M*), das Pylorusrohr (*PR*) und die Gegend des Pylorus (*P*) sichtbar wird, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *Gsp* Glandula superanalis (Processus digitiformis), *AT* Analtaschen, *Pa*, *Pa* Ausmündung der Pori abdominales, *Mi* Milz.

Fig. 268.

Fig. 268. Tractus intestinalis von Siren lacertina. *Oe* Oesophagus, der sich durch eine Furche † vom Magen *M* absetzt, *P* Gegend des Pylorus, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm.

des Oesophagus, Vorderdarmes, der Leber etc., verweise ich auf mein Lehrbuch der vergleichenden Anatomie sowie auf die Arbeit von P. Bujor im „Verzeichniss wichtiger auf einzelne Thiere und Thiergruppen sich erstreckenden Arbeiten“ etc.

[1]) Auf der einen Seite desjenigen Darmabschnittes, den man aus topographischen Gründen bei Dipnoërn als Magen bezeichnen muss, liegt ein compactes lymphoides Organ (vgl. die Milz). Auch im Bereich des weiter nach hinten sich erstreckenden Darmrohres ist ein solches vorhanden, allein es tritt hier in so enge Beziehungen zur Darmwand selbst, wie auch zur Spiralklappe, dass man es als besondere Masse nicht mehr unterscheiden kann (W. N. Parker).

ostier. Der Oesophagus ist in der Regel nur kurz und häufig nicht deutlich vom Magen abgesetzt, doch kommen nicht selten Ausnahmen vor, so z. B. bei manchen Teleostiern und unter den Amphibien bei Siren lacertina (Fig. 268 *Oe*). Jene oben erwähnte Vordermitteldarmschlinge geht bei Fischen und Urodelen Hand in Hand mit einer Verlagerung des Vorderdarmes nach links, und zugleich erfolgt eine Drehung des Vorderdarmes um seine Längsachse in der Art, dass die ursprünglich ventrale Seite nach rechts schaut. Es erfolgt also diese Drehung schon sehr früh, d. h. bevor ein Magen in der Ontogenese differenzirt ist. Aus diesem Grund trifft die bei höheren Formen als „Drehung des Magens“ bekannte Bezeichnung das Wesen der Sache nicht (H. Klaatsch).

Reptilien. Bei Reptilien zeigt Hatteria noch viele Anklänge an die Amphibien. Als Abweichungen erscheinen die schärfere Differenzirung des Duodenums und die geringere Ausbildung der Vordermitteldarmschlinge. Im Uebrigen tritt bei Reptilien mit einer schärferen Differenzirung des Halses meist auch ein längerer Oesophagus auf, und dieser ist von dem stets viel weiteren, in der Regel sackförmigen (Crocodilier) oder schlingenartig gebogenen und dadurch querliegenden (Chelonier)[1]) Magen immer deutlich abgesetzt. Schlangen, schlangenähnliche Saurier und Amphisbänen besitzen einen in der Körperlängsachse liegenden, schlanken, spindelförmigen Magen, und der ganze Vorderdarm ist hier entsprechend der zu gleicher Zeit massenhaft und unzerkaut eingehenden Nahrung einer excessiven Erweiterung fähig.

Vögel. In Anpassung an die Nahrung, an die Lebensweise und an den Mangel eines Gebisses ist es bei Vögeln insofern zu einer Art von Arbeitstheilung gekommen, als der früher[2]) einfache Magen in zwei Abtheilungen, eine vordere und eine hintere, zerfällt. Nur die erstere (Fig. 269 *DM*), welche ihres grossen Drüsenreichthums wegen Drüsenmagen genannt wird, betheiligt sich durch ihr Secret an dem Chemismus der Verdauung, die letztere dagegen (Fig. 269 und 270 *MM*), auf deren Innenfläche sich eine aus erstarrtem Drüsensekret bestehende Hornschicht befindet, wirkt nur in mechanischem Sinn und besitzt dementsprechend eine ungemein dicke, mit zwei sehnigen Scheiben versehene, muskulöse Wandung. Aus diesem Grunde spricht man hier vom sogenannten Muskelmagen, und es lässt sich constatiren, dass seine Entwicklung in gerader Proportion steht zu dem Consistenzgrad der zu bewältigenden Nahrung. Bei Körnerfressern werden wir also die stärksten Muskellagen und auf der Innenfläche die dickste Hornschicht erwarten dürfen, während durch die Reihe der Insectenfresser hindurch bis zu den Raubvögeln eine continuirliche Abnahme dieses Verhaltens zu bemerken ist, wobei sich die obenerwähnte Arbeitstheilung in immer geringerem Grade bemerklich macht. So lässt sich noch in der Reihe der heutigen Vögel der Weg verfolgen, den die Differenzirung des Organes in der Phylogenese eingeschlagen hat.

Schliesslich sei noch jene Ausbuchtung des drüsenreichen Vogel-

[1]) Der Oesophagus der Seeschildkröten ist wie derjenige mancher Vögel von Hornpapillen ausgekleidet.

[2]) Bei Crocodiliern weisen schon manche Thatsachen auf eine höhere, an die Vögel erinnernde Stufe des Magens hin.

schlundes[1]) erwähnt, die man als **Kropf** (Ingluvies) bezeichnet (Fig. 269 *Ig*). Man kann einen falschen, nur als Speisereservoir dienenden, und einen wahren, eine chemische Bedeutung besitzenden Kropf unterscheiden[2]).

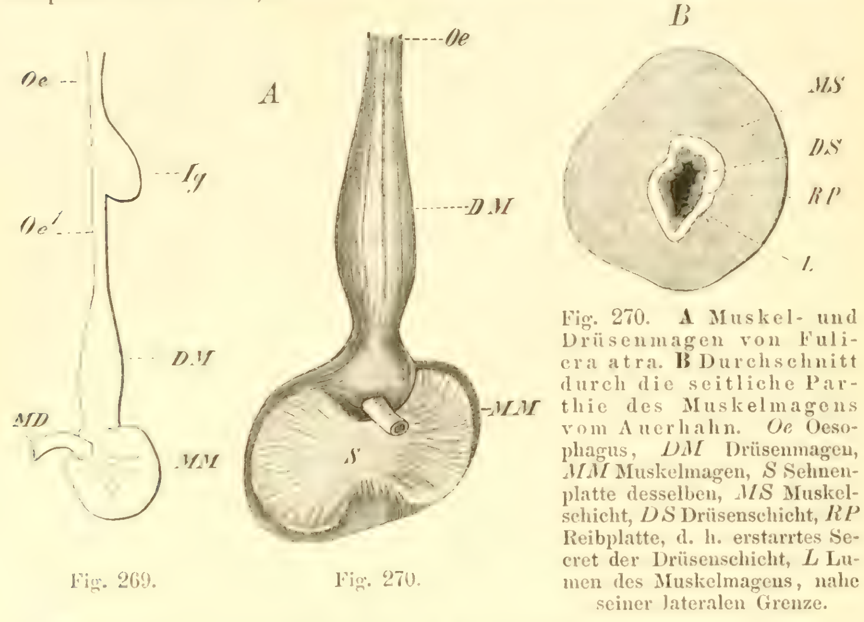


Fig. 269. Fig. 270.

Fig. 270. **A** Muskel- und Drüsenmagen von Fulicra atra. **B** Durchschnitt durch die seitliche Parthie des Muskelmagens vom Auerhahn. *Oe* Oesophagus, *DM* Drüsenmagen, *MM* Muskelmagen, *S* Sehnenplatte desselben, *MS* Muskelschicht, *DS* Drüsenschicht, *RP* Reibplatte, d. h. erstarrtes Secret der Drüsenschicht, *L* Lumen des Muskelmagens, nahe seiner lateralen Grenze.

Fig. 269. Schematische Darstellung des Vorderdarmes eines Vogels. *Oe*, *Oe*¹ Oesophagus, *Ig* Ingluvies, *DM* Drüsenmagen, *MM* Muskelmagen, *MD* Mitteldarm.

Säuger. Wie bei den Vögeln, so ist auch bei Säugern der Schlund deutlich vom Magen abgesetzt und in seinem Anfangsstück in einen, von starken Muskeln beherrschten Pharynx differenzirt. Der Oesophagus[3]) ist in keinem Fall ein von oben bis unten überall gleichweites Rohr. Er besitzt kein präexistirendes Lumen und besteht aus einer äusseren Muskel- und einer inneren, in Längsfalten gelegten Schleimhautschicht, welche Schleimdrüsen und Lymphfollikel enthält. Die Submucosa ist überall stark ausgebildet[4]) (vergl. die Arbeit von Rubeli).

[1]) Vergl. die Arbeit von Rubeli.

[2]) Ein besonderes Interesse bietet der Kropf der Taube, insofern er zeitweise physiologische Veränderungen seines Baues und seiner Function erleidet. Kurz vor dem Ausschlüpfen der Jungen hypertrophirt die Kropfwand bei der Bruttaube, wird dabei sehr blutreich und erscheint auf der Mucosafläche von einer krümeligen Masse (verfettete Plattenepithelien) überzogen („Kropfmilch").

[3]) Beim Pferd, welches einen sehr langen (121—150 cm) Oesophagus besitzt, verdickt sich die Muskelwand desselben gegen das Zwerchfell hin auf 14—15 mm. Diese Sphincterbildung erschwert das Erbrechen ungemein und giebt auch Veranlassung zu häufig eintretenden Divertikelbildungen oberhalb jener Stelle.

[4]) Bei Haussäugethieren reichen die quergestreiften Muskelfasern fast ausnahmslos weiter gegen den Magen hin, als beim Menschen. Bei Wiederkäuern, welche das relativ weiteste Oesophaguslumen besitzen, führt der Oesophagus überhaupt gar keine glatten Muskelfasern; dieselben treten erst an der Cardia des Magens auf und bilden von hier an ausschliesslich die inneren Schichten, während in den

Während man am menschlichen Pharynx drei übereinanderliegende Abhteilungen, eine Pars nasalis, oralis und laryngea unterscheiden kann, ist diese Eintheilung bei Säugethieren, wie z. B. bei den Wiederkäuern, dadurch verwischt, dass der Kehlkopfeingang bis in den Nasenrachenraum hineinragt, und die vordere Fläche der Epiglottis dem concaven hinteren Rande des weichen Gaumens anliegt.

Der freie Rand setzt sich seitlich in einen, durch die gewaltige Entwicklung des M. palato-pharyngeus erzeugten Wulst fort, welcher in der seitlichen und hinteren Pharynxwand fast horizontal hinzieht. So wird der Kehlkopfeingang fast allseitig von einem Muskelring umschlossen, welcher (entgegengesetzt dem Menschen, wo der M. palato-pharyngeus seiner senkrechteren Faserrichtung wegen als Levator pharyngis fungirt) als Sphincter wirkt. In seiner Gesammtheit stellt der Muskel ein den sog. Isthmus pharyngo-nasalis bildendes Rohr dar, durch welches die Athemluft aus der Nasenhöhle und dem Nasenrachenraum in den Kehlkopf gelangt. Letzterer wird so gegen das Eindringen von Fremdkörpern von der Mundhöhle und vom Oesophagus aus vollkommen gesichert. Man ersieht daraus, dass bei den Wiederkäuern in Folge dieser Einrichtung die Athmung durch den Mund unter normalen Verhältnissen ganz unmöglich ist, und dies gilt für die meisten Säugethiere (vgl. über Weiteres das Capitel über die Respirationsorgane).

Unterhalb der Stelle, wo der untere Rand des M. palato-pharyngeus die hintere Mittellinie des Schlundkopfes trifft, markirt sich der Beginn des Oesophagus durch eine plötzliche, höchst auffällige Verdünnung der Muskelwand, während bei den Primaten der Pharynx ohne deutliche Grenze in den Oesophagus übergeht.

Die beim Menschen bereits vor der elften Embryonalwoche an der hinteren Rachenwand auftretende sog. Bursa pharyngea stellt eine nach hinten und oben gegen das Hinterhauptsbein gerichtete Ausstülpung dar, wobei das Epithel das formative Princip darstellt. Sie geht in fötaler Zeit gewisse Wachsthumsverschiebungen unter Verlängerung ihres Canales ein und kommt endlich ganz in den Bereich der Rachentonsille zu liegen. Sie hat daher weiterhin alle Wandlungen mitzumachen, welche die letztere betreffen, dahin gehört vor Allem der von der Zeit der Pubertät an normalerweise eintretende allmähliche Rückbildungsprocess. Die Folgen davon bestehen in Schrumpfungen, Verwachsungen, Recessus- und Cystenbildungen in allen möglichen Modificationen, so dass kaum ein Befund dem andern gleicht und in der Litteratur die verschiedensten Darstellungen hierüber existiren.

Eine Rachentasche besitzen folgende Thiere: Arctomys marmota, Sus scrofa, Capreolus, Ursus.

Bei allen übrigen Säugern ist nichts Derartiges nachzuweisen, und da auch bei den niedrigeren Vertebraten jede Spur fehlt, so ist man über die Urgeschichte und die physiologische Bedeutung der Rachentasche noch ganz im Unklaren (G. Killian).

äusseren Lagen sich quergestreifte Fasern noch über Haube und Pansen und im Bereich der „Schlundrinne“ ausbreiten. Auch beim Hund kommen die quergestreiften Fasern in der äusseren Oesophagusschicht bis zur Cardia vor und strahlen zum Theil noch auf die Cardia aus. — Sicherlich spielt hierbei die horizontale Lage des Oesophagus als veranlassendes Moment eine Rolle, d. h. es spielt hier auch der Endtheil eine grössere active Rolle für die Weiterbeförderung des Bissens. Bei den Wiederkäuern liegt die Bedeutung vollends klar.

Der Magen unterliegt hier so zahlreichen, unter dem Einfluss der Nahrung stehenden Modificationen, wie sie uns in keiner anderen Wirbelthierklasse begegnen. In der Regel besitzt er eine mehr oder

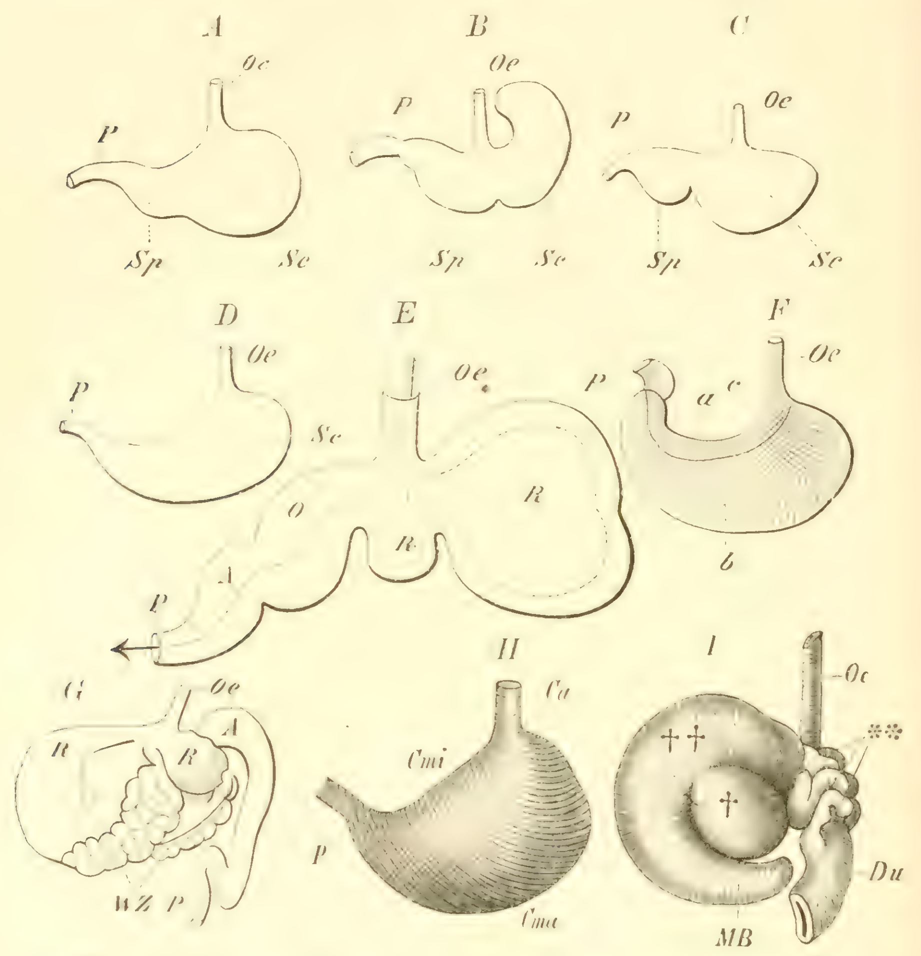


Fig. 271. Verschiedene Formen des Säugethiermagens. **A** Hund, **B** Mus decumanus, **C** Mus musculus, **D** Wiesel, **E** Schema für den Wiederkäuermagen; der eingezeichnete Pfeil gibt den Gang der Nahrung an, *R*, *R* Rumen und Reticulum, *O* Omasus, *A* Abomasus, **F** Menschlicher Magen von innen her auf seine Muskeln *a*, *b*, *c* präparirt, **G** Magen des Kameels, *R*, *R* Rumen und Reticulum, *A* Abomasus, *WZ* Wasserzellen, **H** Magen von Echidna hystrix, *Cmi* Curvatura minor, *Cma* Curvatura major, **I** Magen von Bradypus tridactylus; †† der dem Rumen —, † der dem Reticulum des Wiederkäuermagens entsprechende Abschnitt; ersterer ist bei *MB* in einen Blindsack ausgezogen, ** Ausstülpungen des Duodenums (*Du*). Fig. **G** nach Gegenbaur. *Oe* Oesophagus, *P* Pylorus, *Sc* Saccus cardiacus, *Sp* Saccus pyloricus, *Ca* Cardia.

weniger quere Lage und eine Sackform, an der man eine an den Oesophagus angrenzende Cardia und eine den Uebergang zum Mitteldarm vermittelnde Pars pylorica unterscheiden kann.

Im Allgemeinen besitzen Pflanzenfresser einen grösseren,

complicirter gebauten Magen, als Fleischfresser; er kann Ausbuchtungen, d. h. Abkammerungen in verschiedener Zahl erfahren, so bei Wiederkäuern (Fig. 271 *E*) z. B. vier, die man als Rumen, Reticulum, Omasus[1]) und Abomasus bezeichnet. Die beiden ersteren dienen nur als einfache Behälter, aus welchen die Nahrung wieder in die Mundhöhle emporsteigt, um hier noch einmal eingespeichelt und durchgekaut zu werden. Ist das geschehen, so gelangt sie in den Omasus und von hier aus endlich in den Abomasus, welch letzterer allein mit Labdrüsen ausgestattet und als Verdauungsmagen anzusehen ist. (Vergl. die punktirten Pfeile auf Fig. 271 *E*, welche den Gang der Nahrung andeuten.)

Nach Boas zerfällt der Magen aller Wiederkäuer nicht in vier, sondern nur in drei Abschnitte, insofern die Haube in keiner Hinsicht dem Pansen gegenüber eine solche Selbständigkeit besitzt, als dass sie als ein Hauptabschnitt des Magens aufzufassen wäre. B. unterscheidet 1) einen Vordermagen (Pansen = Rumen) und Haube (Reticulum), 2) einen Mittelmagen (Blättermagen = Omasus, Psalterium) und 3) einen Hintermagen (Labmagen = Abomasus).

Die Cameliden besitzen einen ansehnlichen Blättermagen, welcher sich durch den Besitz von (allerdings sehr kurzen) Drüsenschläuchen und durch die noch wenig entwickelten Blätter von dem entsprechenden Abschnitt des gewöhnlichen Wiederkäuermagens unterscheidet. Der Hintermagen ist kurz und innerlich deutlich von dem Blättermagen abgegrenzt; beide wurden bisher gewöhnlich zusammen als Labmagen aufgefasst. Die gewöhnlich als Haube bezeichnete Parthie des Camelidenmagens entspricht nicht der Haube der typischen Wiederkäuer. Bei den Traguliden ist der Blättermagen rudimentär geworden, im Uebrigen aber schliesst sich ihr Magen an denjenigen der typischen Wiederkäuer an. Aehnliches gilt auch für gewisse andere kleine Wiederkäuer.

Wahrscheinlich haben alle Cetaceen, mit Ausnahme der Ziphioiden, einen aus drei Hauptabtheilungen bestehenden Magen. Die erste ist eine drüsenlose Ausstülpung des Oesophagus, die zweite entspricht etwa der Cardia eines Carnivoren; sie ist ein Pepsinmagen. Die dritte zerfällt wieder in mehrere Unterabtheilungen und entspricht der Pars pylorica des Carnivorenmagens; ihre Drüsen sind Schleimdrüsen.

Auch bei Säugethieren (Echidna in der Pylorusgegend, Manidae) finden sich Verhornungen (Hornzähne) der Magenschleimhaut [compensatorische (Zahnmangel!) Triturationsorgane].

Bei Manis javanica sind die tubulösen Drüsenschläuche (Labdrüsen) sowie die Pylorusdrüsen zu grossen Drüsenkörpern vereinigt, welche im Bereich der Curvatura major eine ganz excessive Ausbildung erreichen („grosse Magendrüse"), und an die grosse Magendrüse des Manati erinnern. Auch an die zusammengesetzten Magendrüsen gewisser Säugethiere mit einfachem Magen sei hier erinnert (Phascolomys Wombet, Castor, Myoxus), Mammalia, deren Magen nicht mehr einfach genannt werden kann, gehören hierher Lemmus, Hypudaeus, Halicore, Manatus) (M. Weber).

---

[1]) Der Omasus ist phylogenetisch und ontogenetisch als jüngstes Differenzirungsproduct bei der allmählichen Herausbildung des Wiederkäuermagens zu betrachten. Er variirt auch formell und ebenso in der Ausbildung seiner Blätter am meisten; am voluminösesten ist er bei Bos. Ontogenetisch durchläuft er phylogenetisch niedrigere Entwicklungsstufen.

Ueber den Magen der Rodentia vgl. die Arbeiten von Toepfer und Fleischmann (Morph. Jahrb. Bd. XVII).

3) Mitteldarm.

Fische. Wie früher schon erwähnt, lässt das Darmrohr der verschiedenen Wirbelthiergruppen zwischen einem fast ganz geraden Lauf und einem grossen Windungsreichthum die allermannigfachsten Uebergänge und Zwischenstufen erkennen; doch kann man im Allgemeinen sagen, dass Pflanzenfresser ein längeres Darmrohr besitzen, als Fleischfresser.

Der an den Magen direct sich anschliessende Abschnitt des Mitteldarmes wird als Duodenum (ein der menschlichen Anatomie entlehnter Ausdruck) bezeichnet. Seine Entstehung ist ein Product der Beziehungen des Mitteldarmes zur Leber.

Im Sinn einer Oberflächenvergrösserung ist eine in ihren ersten Spuren schon bei Ammocoetes[1]) auftretende, ins Darmlumen einspringende Längsfalte aufzufassen, welche auch bei Selachiern, Dipnoërn und Ganoiden angetroffen, hier aber ihrem Laufe entsprechend, Spiralfalte (Spiralklappe) genannt wird. Bei der letztgenannten Fischgruppe geht sie schon einer Rückbildung entgegen und wird bei den übrigen Wirbelthieren in postembryonaler Zeit überhaupt nicht mehr angetroffen.

Eine andere, unter denselben physiologischen Gesichtspunkt fallende, für den Fischdarm charakteristische Erscheinung sind die zum erstenmal bei Ganoiden auftretenden und von hier an auf zahlreiche Teleostier sich fortvererbenden Appendices pyloricae. Es sind dies mehr oder weniger lange, häufig fingerartig gelappte Ausstülpungen des Mitteldarmes, welche hinter dem Pylorus im Bereich des Ductus choledochus ihre Lage haben (Fig. 272 und 273 *Ap*). Ihre Zahl schwankt zwischen 1 (Polypterus und Ammodytes) und 191 (Scomber scombrus). Die Appendices pyloricae einer- sowie die Spiralklappe andrerseits, scheinen insofern in einem gegenseitigen Wechselverhältniss zu stehen, als sie sich in ihrem Auftreten bis zu einem gewissen Grade ausschliessen.

Amphibien und **Reptilien.** Bei Amphibien und Reptilien begegnet man bei schlankem Körperbau, wie z. B. bei Gymnophionen, Amphisbaenen, Schlangen und schlangenähnlichen Sauriern einem nur leicht wellig gebogenen, dagegen bei breitem, gedrungenem Körperbau, also bei Anuren, Crocodiliern und Schildkröten, einem in zahlreiche Schlingen gelegten Darmrohr. Salamandrinen und Saurier halten darin etwa die Mitte.

Vögel und **Säuger.** Bei Vögeln und Säugern erreicht der mehr oder weniger reich gewundene Mitteldarm in der Regel eine beträchtliche Länge und variirt dabei (auch in seiner Weite) mehr bei domesticirten, als bei wilden Formen[2]). Ungefähr in der Mitte seines Ver-

---

[1]) Sie macht die hier ontogenetisch auftretende Darmdrehung mit und liegt beständig der Subintestinalvene (s. d. Venensystem) gegenüber. In der Spiralfalte selbst entsteht während der Metamorphose eine neue Vene.

[2]) Bei Nestflüchtern, wo der Eidotter beim Auskriechen aus dem Ei noch lange nicht verbraucht ist, sondern wo er in Form einer grossen Blase den Unterleib zum Theil erfüllt, erreicht der Darm die der erwachsenen Species zukommende Länge

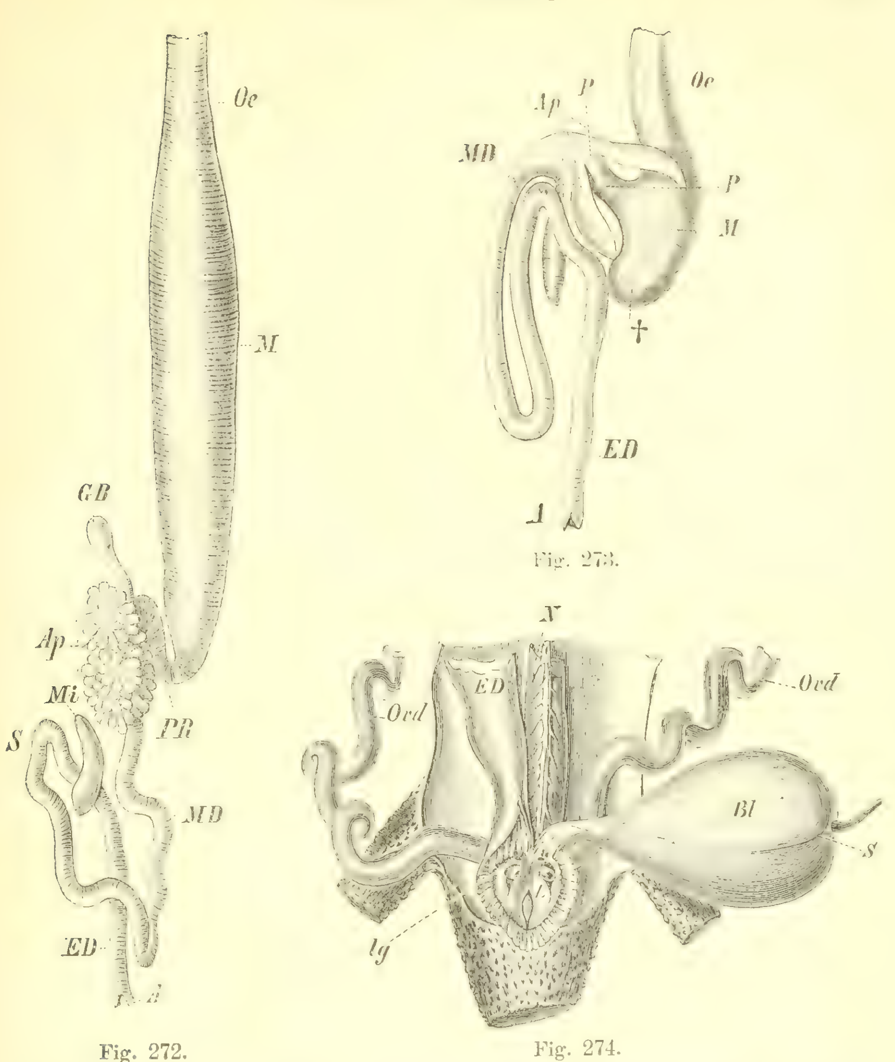


Fig. 272. Fig. 273. Fig. 274.

Fig. 272. Tractus intestinalis von Lepidosteus. *Oe* Oesophagus, *M* Magen, *PR* Pylorusrohr, *GB* Gallenblase, *Ap* Appendices pyloricae, *MD* Mitteldarm, *S* Schlinge des Mitteldarmes, aus welcher sich der Enddarm *ED* entwickelt, *A* Anus, *Mi* Milz.

Fig. 273. Tractus intestinalis des Flussbarsches. *Oe* Oesophagus, *M* Magen, † Blindsack desselben, *P*, *P* Kurzes Pylorusrohr resp. Pylorusgegend, *Ap* Appendices pyloricae, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *A* Anus.

Fig. 274. Cloake einer weiblichen Salamandrina perspic., aufgeschnitten. *ED* und *Bl* Enddarm und Harnblase, beide an ihrer Einmündungsstelle in die Cloake aufgeschnitten. *S* Blasenfurche, *N* Nieren, *lg* Ausmündung der Harnleiter (Ureteren), *Ovd*, *Ovd* Oviducte, welche auf zwei Papillen münden. Links von der Schleimhautfalte *L* die Genitalpapille.

erst sehr spät, d. h. er nimmt bis zum Ende des Wachsthumes des jungen Vogels stetig zu.

Ganz anders bei Nesthockern (namentlich bei Passerinen), wo die Dottermasse um die Zeit des Auskriechens beinahe oder ganz aufgebraucht ist. Hier erreicht

laufes findet sich bei Vögeln ein kleines, blinddarmartiges Gebilde, der Rest des Ductus vitello-intestinalis s. Diverticulum coecum vitelli. Häufig, wie z. B. beim Menschen, existiren relative Längenunterschiede zwischen dem fötalen und dem ausgewachsenen Darm.

(4) Enddarm.

Der bei den Anamnia und den Sauropsiden, zusammt den Urogenitalgängen, in einen gemeinsamen Hohlraum, d. h. in die Cloake ausmündende, ursprünglich nur einen sehr kurzen Abschnitt darstellende Enddarm besitzt im Allgemeinen einen geraden Verlauf (Rectum) und setzt sich erst von den Amphibien an (andeutungsweise auch schon bei gewissen Ganoiden und Teleostiern, wo sogar eine ringförmige Valvula ilio-colica ausgebildet sein kann, deutlich vom Mitteldarm ab[1]). Er zeigt dabei — und dies gilt auch für viele Reptilien und Vögel — eine blasenförmige Auftreibung, welche oft diejenige des Magens sogar an Ausdehnung übertrifft (Fig. 275 *R*).

Die in embryonaler Zeit schon erfolgende blasenförmige Ausstülpung seiner ventralen Wand, die sog. Allantois, wird bei Amphibien in toto zur Harnblase.

Wie es sich mit diesem Organ bei den Amnioten verhält, soll in einem späteren Capitel erörtert werden.

Von den Reptilien an, wo der Enddarm zuweilen (gewisse Chelonier) dem Mitteldarm an Länge gleichkommen und sogar eine zweifache Knickung erfahren kann, tritt eine asymmetrische Aussackung am Anfangstheil des Enddarmes auf, die man als **Blinddarm** (Intestinum coecum) bezeichnet[2]). Dieselbe ist in Spuren auch schon bei gewissen Fischen und Anuren nachzuweisen.

Bei den Vögeln legt sich der Blinddarm in der Regel paarig an und kann eine enorme, den Hauptdarm an Länge sogar übertreffende Ausdehnung erreichen (Lamellirostres, Rasores, Ratiten). Andrerseits aber kommen alle möglichen Zwischenstufen bis zum völligen Verschwinden vor.

Bei starker Ausdehnung stehen die Blinddärme jedenfalls in wichtiger Beziehung zur Verdauung, indem sie eine Oberflächenvergrösserung der Mucosa darstellen; ja es kann dieses Verhalten noch dadurch eine Steigerung erfahren, dass, wie z. B. beim Strauss, im Innern eine zahlreiche Windungen bildende Spiralfalte auftritt.

Den Vögeln eigenthümlich ist die sogen. **Bursa Fabricii.** Sie ist

---

der Darm seine ihm überhaupt zukommende, absolute Länge schon lange Zeit vor dem Flüggewerden des Jungen; das Darmwachsthum steht dann also still. Aehnlich verhält es sich bei Buteo vulgaris. Somit eilt der Darm in seinem Wachsthum dem Körper um so mehr voraus, in je unvollkommenerem Zustand der betreffende Vogel das Ei verlässt (Gadow).

[1]) Bei allen Fischen ohne Ausnahme liegt die Mündung des Mastdarmes stets **vor** der Mündung der Urogenitalorgane. Schon bei den Dipnoërn aber ändert sich dieses.

[2]) Nach Howes ist auf Grund der Gefäss- und Lageverhältnisse kaum daran zu zweifeln, dass der in Fig. 267 abgebildete, formell sehr variable Processus digitiformis der Plagiostomen dem Coecum resp. dem Processus vermiformis der höheren Vertebraten entspricht. Auch bei Teleostiern finden sich da und dort schon Spuren eines in der Nähe der Valvula ilio-colica gelegenen Coecums. Ob die blasenförmige Ausstülpung der Cloake von Protopterus auch hierher gehört, wage ich nicht zu entscheiden.

ektodermaler Abkunft und stellt ein aus solider, epithelialer Anlage hervorgehendes, später aber zu einer Blase sich aushöhlendes, kleines Gebilde dar, welches frei in der Beckenhöhle zwischen Wirbelsäule und dem hintersten Theile des Enddarmes liegt. Es stösst nach hinten an den tiefsten Theil der Cloake, in die es unterhalb der Urogenitalöffnungen ausmündet.

Von dem in physiologischer Beziehung noch ganz dunklen Organ erhalten sich bei einigen Vogelarten mehr oder weniger deutliche Reste.

Säuger. Bei Säugern erreicht der eine wechselnde Zahl von Schlingen bildende Enddarm eine grosse Länge und zugleich eine dem Mitteldarm gegenüber viel grössere Weite, so dass sich beide schon dadurch, sowie durch Haustrabildungen, welche der Enddarm erzeugen kann, stets deutlich voneinander absetzen. Nur sein hinterster, in die Beckenhöhle sich einsenkender Abschnitt, das sogenannte Rectum, entspricht dem Enddarm der niederen Vertebraten; der übrige, viel grössere Theil ist als eine erst in der Reihe der Säugethiere gemachte Erwerbung aufzufassen und heisst Colon. An diesem lassen sich oft, wie z. B. beim Menschen, wieder Unterabtheilungen unterscheiden.

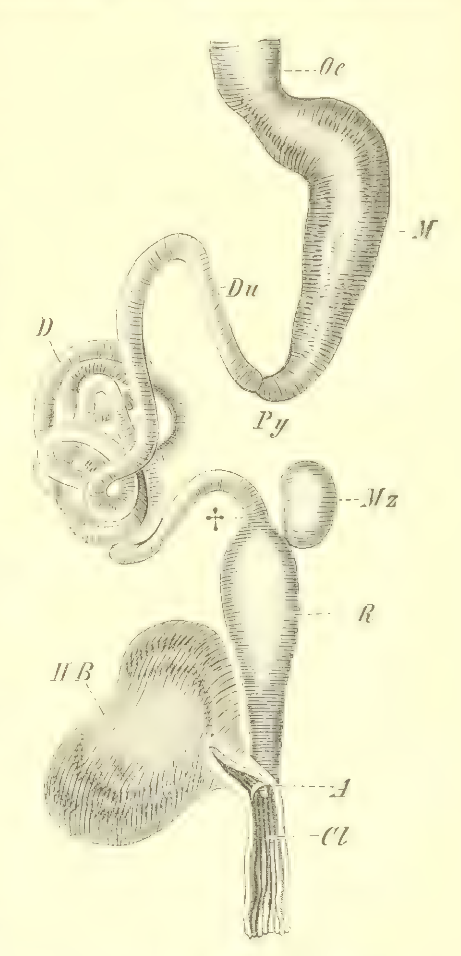


Fig. 275. Tractus intestinalis von Rana esculenta. *Oc* Oesophagus, *M* Magen, *Py* Pylorusgegend, *Du* Anfang des Mitteldarmes (Duodenum), *D* Mitteldarm, † Grenze desselben (Klappe) gegen den Enddarm (*R*), *A* Mündung des letzteren in die Cloake *Cl*, *HB* Harnblase, *Mz* Milz.

Der in allgemeinster Verbreitung vorkommende Blinddarm unterliegt, je nach der Art der Nahrung, auch hier den allergrössten Schwankungen nach Form und Grösse. So ist er sehr klein oder kann auch ganz fehlen bei Edentaten (Manidae, Brachypodae), Carnivoren, Zahnwalen, Insectivoren und Chiropteren, oder kann er bei Herbivoren den ganzen Körper sogar an Länge übertreffen. Zwischen ihm und dem übrigen Enddarm besteht ein gewisses compensatorisches Verhältniss. In mehreren Fällen (manche Affen, Nager, Mensch) tritt bei einem Theil des Blinddarmes im Laufe der individuellen Entwicklung eine Verkümmerung ein, so dass man von einem wurmförmigen Fortsatz (Processus vermiformis) sprechen kann. Es weist diese Thatsache auf den früheren Besitz eines längeren Darmrohres zurück.

Unter allen Säugethieren besitzen nur noch die Monotremen und zum Theil auch noch die Marsupialier eine Cloake. Bei allen übrigen kommt es zur Trennung des Afters von der Urogenitalöffnung.

Histologie der Darmschleimhaut.

Abgesehen von der Mund- und Afteröffnung, wo sich in der Regel der epidermoidale Epithelcharakter erhält, hat man sich das Epithel der Darmschleimhaut der Wirbelthiere ursprünglich, d. h. phylogenetisch, aus flimmernden resp. amöboiden Cylinderzellen bestehend zu denken. Auch ontogenetisch kommt dies da und dort noch zum Ausdruck, ja bei den niedersten Fischen, wie bei Amphioxus und den Petromyzonten (Ammocoetes), persistirt das Flimmerepithel das ganze Leben hindurch. Dasselbe gilt für Protopterus annecteus; von Ceratodus und Lepidosiren ist hierüber noch nichts bekannt.

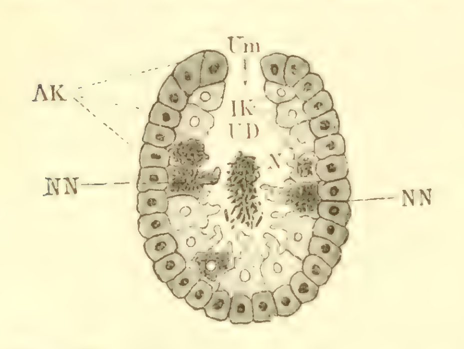


Fig. 276. Schematische Darstellung des Coelenteratenkörpers. *AK* und *IK* äusseres und inneres Keimblatt. Die Zellen des inneren Keimblattes senden amöboide Fortsätze aus und haben bei *NN* schon Nahrungstheilchen aufgenommen. *UD* Urdarmhöhle, in welcher sich Nahrung (*N*) befindet, *Um* der Urmund.

Auch im Darm der übrigen Fische, so z. B. im Magen von Amia calva und bei gewissen Teleostiern, wie bei Barsch, Hecht, sowie bei Dipnoërn und Amphibien, zeigt es noch eine mehr oder weniger grosse Verbreitung, tritt aber hier nur noch in gewissen Abtheilungen des Darmes, z. B. im Mund, Rachen und Oesophagus auf. In gewissen Stadien der Entwicklung findet sich das Flimmerepithel noch im Magen, da und dort im Darm und in der Cloake (Frösche, Kröten). Bei höheren Vertebraten spielt es in postembryonaler Zeit keine grosse Rolle mehr, so dass man hier im Allgemeinen nur von einem gewöhnlichen Cylinderepithel reden kann. An der freien Zelloberfläche ist übrigens ein gestrichelter Saum bemerklich, der als Ausdruck des früheren Flimmerkleides aufzufassen ist und der bei gewissen niederen Vertebraten, wie z. B. bei Proteuslarven, contractile Ausläufer gegen das Darmlumen hinein entsendet (Wiedersheim. Vergl. auch die Arbeit von Heidenhain). Darin, d. h. in der activen Betheiligung des freien Randes der Zelle am Resorptionsprocess — denn offenbar handelt es sich hier um eine solche — haben wir ein altes Erbstück von den wirbellosen Thieren her zu erblicken, und ich verweise zu diesem Zwecke auf Fig. 276, die ein Schema des Coelenteratenkörpers darstellt, in welchem die das Coelom (*UD*) (Archenteron oder Urdarmhöhle) auskleidenden Entodermzellen *NN* durch Pseudopodienbildung gerade mit der Aufnahme der Nahrungspartikelchen *N* beschäftigt sind.

Häufig finden sich entweder einzelne oder zu kugeligen oder bandartigen Massen (Follikel, Peyer'sche Haufen) vereinigte Leuko-

cyten[1]), in der Submucosa wie auch (nach Durchwanderung des Schleimhautepithels) im Darmlumen und im Lumen der Darmdrüsen.

Alle lymphoiden Organe des Darmcanales sind einem steten Werden und Vergehen (letzteres bei Hungerzuständen) unterworfen[2]).

Bei Amphioxus, den Cyclostomen und Dipnoërn haben wir uns noch die ganze Darmschleimhaut secernirend vorzustellen, d. h. jede Epithelzelle stellt eine kleine Drüse für sich dar. Dieser Zustand der Indifferenz ändert sich nun schon bei Selachiern, wo im Magen bereits grosse Zellengruppen zur Bildung von Schlauchdrüsen zusammentreten. Der Zellcharakter ist hier noch einheitlich oder doch, je nach dem Fundus oder dem Hals der Drüse, noch sehr wenig verschieden. Schon bei Ganoiden aber und manchen Teleostiern tritt diese Verschiedenheit nach den Untersuchungen LEYDIG's und CATTANEO's deutlich hervor, und Letzterer hat auf chemisch-physiologischem Wege die Fähigkeit jener Drüsen, Pepsin zu bereiten, aufs Ueberzeugendste dargethan. Dabei kann man aber von adelomorphen und delomorphen Zellen noch nicht sprechen, und auch Amphibien und Reptilien lassen von einer derartigen Differenzirung des Magenepithels noch nichts erkennen. Es handelt sich nur erst um die Vorstufen jener Zellen (MARIA SACCHI). Erst bei Säugethieren erscheinen sie in typischer Ausprägung.

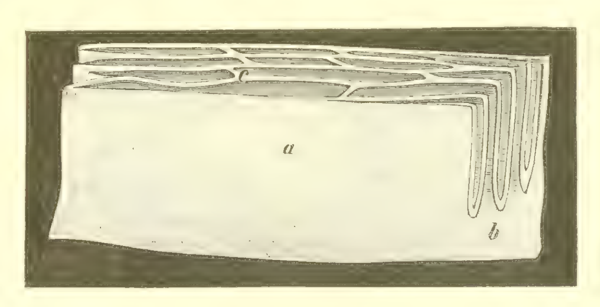


Fig. 277. Ein Stück Teleostierdarm mit den langen schmalen Krypten. Nach EDINGER. *a* Längs-, *b* Querschnitt, *c* Innere Oberfläche.

Im Darm der Wirbelthiere spielen die unter dem Namen der LIEBERKÜHN'schen Drüsen bekannten tubulösen Gebilde eine grosse Rolle, daneben finden sich aber auch Schleimdrüsen von acinösem

---

[1]) Sehr deutlich sieht man bei Protopterus, wenn man denselben während des Sommerschlafes untersucht, die Aufnahme und Fortbeförderung der in regressiver resp. fettiger Metamorphose befindlichen Körpermuskulatur durch die Leukocyten. Auch die Darmwand ist während jener Schlafperiode des Thieres von dem lymphoiden Gewebe allerorts durchbrochen und zersprengt, sodass sie an vielen Stellen nur aus dem Epithel, dem Lymphgewebe und Peritoneum besteht (W. N. PARKER).

[2]) Die Leukocyten gelangen nicht nur zwischen den Epithelzellen, welche dadurch starke Formveränderungen erfahren können, hindurch, sondern dringen auch bei höheren Graden der Durchwanderung, d. h. bei sehr starker Infiltration des Epithels mit Leukocyten, in die Epithelzellen selbst hinein. Letztere werden mit zunehmender Zahl der Eindringlinge immer mehr ausgebaucht, lösen sich von der Tunica propria der Zotte ab, reissen an ihrer sehr dünn gewordenen Wand ein, öffnen sich in ebenso gestaltete Nachbarzellen oder in sonstige, durch die Durchwanderungen entstandene Lücken im Epithel, werden schliesslich abgestossen und gehen zu Grunde.

Die Leukocyten werden dadurch frei und gelangen in das Darmlumen.

Bei Hund, Katze, Igel und Meerschweinchen scheint der Durchwanderungsprocess ein einfacherer zu sein; Ablösung von Epithelstücken wurde hier nicht beobachtet (PH. STÖHR).

Charakter, und Becherzellen sind allerorts zerstreut. Besonders drüsenreich ist der Vogel- und Säuger-Darm[1]).

Ueber die Schichtung der Darmwand habe ich früher bei der Einleitung schon das Nöthige berichtet, und ich gehe hier nur noch auf die Faltenbildung der Schleimhaut etwas näher ein.

Bezüglich ihres Zustandekommens ergeben sich häufig Parallelen zwischen Ontogenese und Phylogenese. Stets sind Längsfalten als die primitivsten, auf die Vergrösserung der resorbirenden Fläche gerichteten Einrichtungen zu betrachten. Eine höhere Stufe repräsentirt schon die durch ihren lymphadenoiden Bau ausgezeichnete Spiralfalte, welche im Darm der Selachier, Ganoiden und Dipnoër auftritt. Bei den ersteren — und dies gilt auch für zahlreiche andere Fische — macht sich bereits ein weiterer Fortschritt dadurch bemerklich, dass jene Längsfalten durch

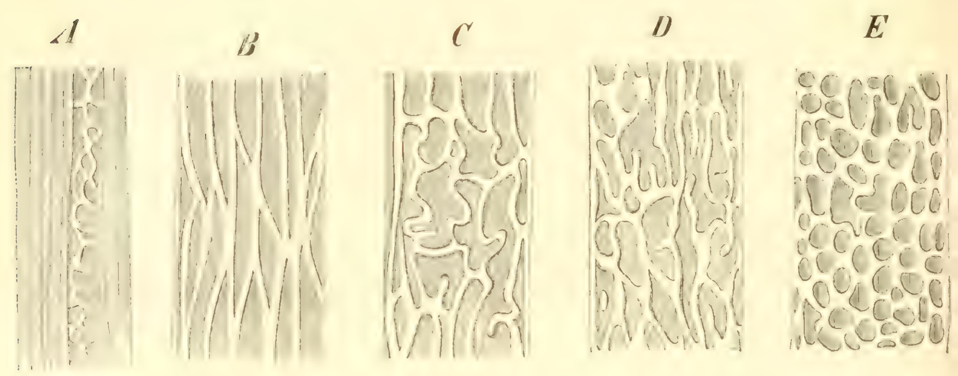


Fig. 278. Halbschematische Flächenschnitte durch Fischdärme zur Demonstration des Ueberganges der Längsbuchten in rundliche Krypten. Nach Edinger. A von Petromyzon, mit der deutlich vorspringenden Spiralfalte, B von einem Selachier, C—E von verschiedenen Teleostiern.

Querfalten, unter Erzeugung von Kryptenbildungen von wechselnder Tiefe und Form, untereinander verbunden werden (Fig. 277, 278).

Indem dann die zwischen diesem netz- und gitterartigen Faltensystem liegenden Vertiefungen (Krypten) immer weiter einsinken, bilden sich die vertieften Felder, von welchen die früher schon erwähnten tubulösen Drüsen des Darmcanals (Pepsin- und Lieberkühn'sche Drüsen) ausgehen[2]).

Bei Fischen noch unvollkommen und selten auftretend, kommen eigentliche Darmzotten erst bei Amphibien[3]), zumal bei den

[1]) Er steht also in scharfem Gegensatz zu dem drüsenlosen Cyclostomen- und Dipnoërdarm. Letzterer erheischt eine genaue Analyse seitens der physiologischen Chemie. Pepsinbildung ist mit Sicherheit auszuschliessen (vgl. W. N. Parker).

[2]) Was die Lieberkühn'schen Drüsen betrifft, so sind ihre Zellen, im Gegensatz zu allen anderen Drüsen, nicht specifisch differenzirt, sondern stellen eine directe Fortsetzung des Ueberzugsepithels der freien Mucosafläche dar. Sie sind eins mit dem Darmepithel und stellen nur die jüngste Parthie desselben dar, von welcher aus die Zellen, allmählich nach oben rückend, neu gebildet werden. Es liegt also hierin eine gewisse Aehnlichkeit mit den Vorgängen in der Epidermis (G. Bizzozero).

[3]) Bezüglich der feineren Structurverhältnisse des Amphibien- und speciell des

ungeschwänzten, zu deutlicher Entwicklung. Daneben persistiren aber alle möglichen, theils wellig, theils im Zickzack verlaufenden Faltenbildungen, und Aehnliches gilt auch für Sauropsiden und Mammalia.

Die unter dem Namen der Valvulae conniventes Kerkringii bekannten Gebilde der Säugethiere und des Menschen finden sich auch schon bei Vögeln, wie namentlich bei Struthio.

Neben jenen Faltenbildungen kommen dem Vogeldarm auch Zotten in reichstem Masse zu; sie finden sich am besten entwickelt im Duodenum, doch ziehen sie sich oft auch bis in den Enddarm hinein.

Eine stärkere Entwicklung als irgendwo anders erreichen die Darmzotten bei den Säugern, und hier ist auch ein Querfaltensystem, zumal am Enddarm, mächtig entwickelt. Längsfalten dagegen treten stark in den Hintergrund; die Magenschleimhaut ist meistens in netzförmigen Falten erhoben, oder zeigt sie die im Wiederkäuermagen auftretende complicirte Structur [1]).

Ueber die sogenannte „Cardialdrüsenregion" des Säugethiermagens vergl. die Schrift von Edelmann.

Anhangsorgane des Darmcanals.

Leber.

Die der Nachbarschaft stets genau sich anpassende und den Tractus intestinalis namentlich von der Ventralseite her mehr oder weniger weit überlagernde Leber kommt jedem Wirbelthier (Amphioxus?) zu.

Sie entwickelt sich an der Grenze zwischen Mittel- und Vorderdarm von dem intestinalen Epithel aus und entwächst dabei mit dem Pankreas, wovon später die Rede sein wird, einem und demselben entodermalen Mutterboden. Es erscheint mir gar nicht unmöglich, dass sie in ihrer primitivsten Form bei den einst zwischen Amphioxus und den übrigen Wirbelthieren existirenden Zwischenformen die Darmwand noch gar nicht überschritt, dass sich also bezüglich dieses Punktes Parallelen mit der Bauchspeicheldrüse und der Milz aufstellen lassen. Siehe später.

Bei Anamnia (Ganoiden und Ichthyoden z. B.) ist sie in der Regel relativ voluminöser, als bei Amnioten [2]). Carnivore

---

Proteusdarmes verweise ich auf die Arbeit von A. Oppel, und will hier nur erwähnen, dass Oesophagus, Fundus und Pylorustheil des Magens histologisch scharf zu unterscheiden sind. Im Darm sind Drüsen vorhanden.

Auch Salamandra besitzt Drüsen im Mitteldarm; dieselben sind aber mit denjenigen des Proteus nicht direct zu vergleichen, indem der Darm des letzteren weit mehr Aehnlichkeit mit dem der Larve vom Salamandra maculosa als mit dem des ausgewachsenen Salamanders besitzt.

[1]) Mit grosser Regelmässigkeit finden sich in der adenoiden Gerüstsubstanz der Zotten aller Vertebraten der Längsachse parallel laufende Muskeln, welche stets der Endothelwand der im Innern der Zotte befindlichen Chylusgefässe eng anliegen. Mittelst dieser Muskeln können sich die Zotten contrahiren, während ihre Streckung auf das Verhalten (Blutdruck) der Gefässe, das Epithel (also auf elastische Kräfte), und vor Allem auf die Wirkung der peristaltischen Contraction der Darmmuskulatur zurückzuführen ist. Diese Bewegungen der Zotten stehen in wichtigen Beziehungen zur Chylusströmung und zu den Resorptionsverhältnissen in der Zotte (Graf Spee).

[2]) Die Leber geht aus einer ursprünglich langgestreckten Form (vgl. z. B. Poly-

(Fett geniessende) Thiere besitzen in der Regel eine grössere Leber als herbivore. (Bezüglich der Leberentwicklung bei Amnioten, wo sich zwei Lebergänge, ein cranialer und ein caudaler (aus letzterem entsteht die Gallenblase) anlegen, vergl. W. FELIX.)

Stets ist das Organ durch eine Bauchfellduplicatur[1]) an der Körperwand befestigt und zeigt eine Menge Variationen nach Zahl und Form der Lappen. Gleichwohl lässt sich eine zweilappige Grundform (Cyclostomen) feststellen, auf welche die Leber aller Vertebraten genetisch zurückzuführen ist. Stets nimmt sie, wie schon erwähnt, ihre Entstehung vom Anfange des Mitteldarmes aus und bildet sich zu einem grossen, blutreichen, drüsigen, in erster Linie gallebereitenden Apparate aus, welcher durch einen oder mehrere Ausführungsgänge (Ductus choledochus s. Ductus hepatoentericus) mit dem Darmlumen in Verbindung steht. Die Eintrittsstelle der Vena portarum, der Arterien und Nerven einer-, sowie die Austrittsstelle der Gallenausführungsgänge andererseits wird bei der Säugethierleber als **Porta** bezeichnet.

Beim Aufbau der Säugerleber spielt die Pfortader, welche im Gegensatz zu anderen Venen des Körpers eine mit den Arterien übereinstimmende Verästelungsweise zeigt, stets die leitende Rolle; die Architektur ihres Astwerkes bedingt die Lappung des Organes, und sie ist der Schlüssel für eine klare Einsicht in die reiche Mannigfaltigkeit der letzteren, wie sie sich besonders in der Säugethierleber ausspricht. Dem starren, stets wiederkehrenden Grundtypus des Portalbaumes legt sich das System der Gallenwege überall geschmeidig an. Auch die Verzweigungen der Gallengänge unterliegen einer Gesetzmässigkeit: die Astfolge des Ductus hepaticus vermag ventral- und dorsalwärts von der ersten Verästelung des Pfortaderstammes oder blos ventralwärts von dieser ihren Weg ins Innere des Organs zu nehmen; die ventrale Astfolge erscheint wiederum nach bestimmten Lagebeziehungen zum Portalbaume als epiportale und hypoportale gegliedert. Das reiche Wechselspiel des Alternirens dieser verschiedenen Formen des Verlaufes vermögen uns hinreichend die scheinbare Regellosigkeit der Gallengangsverzweigung zu erklären.

Mit der Kenntniss der Verästelung des Portalbaumes ist auch das Verständniss der Astfolge der Venae hepaticae erschlossen[2]). Auch

pterus und Siren lacertina etc.) allmählich in eine mehr dreieckige (Selachier, Urodelen) und quere (Anuren) über. Erst bei letzterer Form tritt die ursprünglich keineswegs scharf markirte Scheidung in eine rechte und linke Hälfte deutlich hervor, indem sich von der proximalen Seite her das Herz zwischen die Leberhälften einschiebt. Der caudalwärts ragende Lobus descendens (KLAATSCH) der Leber zeigt bei Amphibien die allerverschiedensten Reductionsgrade; am meisten verkürzt ist er bei Anuren.

[1]) Bei Monitoren und Varaniden umwickelt eine besondere, von der dorsalen Mittellinie ausgehende Bauchfellfalte sackartig die abdominalen Eingeweide zusammt der Leber. Ventralwärts endigt sie frei und scheidet so die Bauchorgane vom Herz und von den Lungen. In dieser Bildung erkennen wir die ersten Anfänge der Trennung des Cöloms in zwei Räume, wie sie bei höheren Sauropsiden (Crocodilier und Vögel) weiter durchgeführt erscheint (BEDDARD).

[2]) Die Blutcapillaren der Leber liegen, wie DISSE gezeigt hat, in Lymphscheiden, welche sich von den Lymphgefässen aus injiciren lassen. Die Wand dieser Lymphscheiden besteht aus einer formlosen Grundsubstanz mit einem eingelagerten Netz von Fibrillen, und ist mit platten, sternförmigen Zellen belegt. Die so gestaltete Membran, die wie ein Rohr in einigem Abstand das Capillargefäss umgiebt, hängt mit den Kittleisten zwischen den Leberzellen zusammen und liegt den letzteren dicht an. Von derselben gehen Netze von Fibrillen in die Leberzellenbalken hinein und verbinden

hier lassen sich immer wieder dieselben Venenstämme bei allen Säugern auffinden, wenn sie gleich bezüglich ihrer Mächtigkeit starke Aenderungen erfahren, welch letztere mit Veränderungen der Kaliberverhältnisse einzelner Abschnitte des Portalbaumes in innigem Zusammenhang stehen. Tritt die Lappung auf, so sind es immer bestimmte Abschnitte des Organes, welche dadurch eben als Lappen eine gewisse Selbständigkeit erlangen, mit anderen Worten: es kehren immer dieselben Lappen wieder. Dem

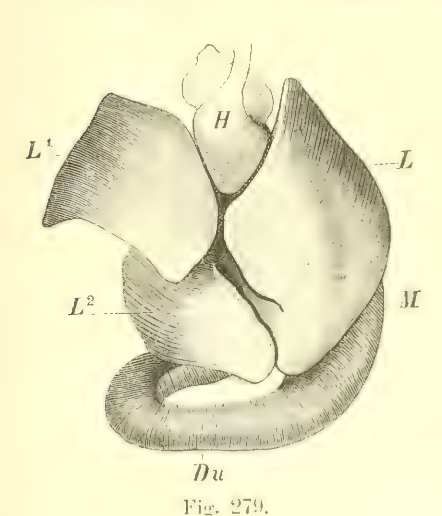


Fig. 279.

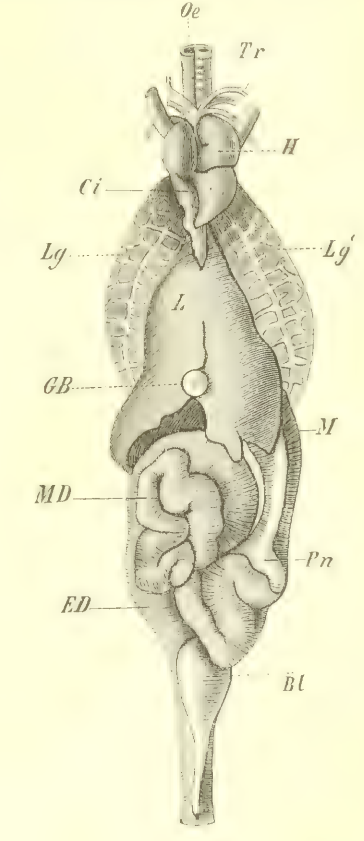


Fig. 280.

Fig. 279. Leber von Rana esculenta, von der Ventralseite gesehen. L, L^1, L^2 Die verschiedenen Leberlappen, *M* Magen, *D* Duodenum, *H* Herz.

Fig. 280. Situs viscerum von Lacerta agilis. *Oe* Oesophagus, *M* Magen, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *L* Leber, *GB* Gallenblase, *Pn* Pankreas, *Bl* Harnblase, *Lg*, Lg^1 die beiden Lungen mit ihrem Gefässnetz, *H* Herz, *Ci* Vena cava inferior, *Tr* Trachea.

entsprechend handelt es sich dabei um keine rein willkürliche, sondern nur eine gesetzmässige Erscheinung. Bezüglich der genaueren Details verweise ich auf die Arbeit von H. Rex.

Eine Gallenblase (Vesica fellea[1]) kann vorhanden sein oder fehlen; im ersteren Falle ist sie durch einen Ductus cysticus

die Capillarscheiden untereinander. So werden die Scheiden der Blutcapillaren zur Grundlage des Stromas der Leberläppchen. Jene perivasculären Scheiden sind als die Wurzeln der Lymphgefässe des Leberparenchyms aufzufassen. — Um ganz ähnliche Verhältnisse handelt es sich im Gehirn und Rückenmark. (Vgl. auch A. Oppel „Ueber Gitterfasern der Leber und Milz.“)

[1]) H. Rex betrachtet die Gallenblase mit Recht nur als einen, seiner inneren Gestaltung nach allerdings sehr stark modificirten Gallengang, dessen Beziehungen zum Parenchym als gallenführendes Organ verloren gingen (Typus des Organes beim Menschen und vielen Säugern). (Vgl. hierüber auch W. Felix.)

mit dem, den allergrössten Variationen unterliegenden, Gallenausführungssystem verbunden.

In der Regel treten ein oder zwei Ductus hepatici aus der Leber hervor und verbinden sich zu einem, in den Anfang des Mitteldarmes einmündenden Ductus hepato-entericus. Auf dem Wege dahin kann dieser noch einen von der Gallenblase kommenden Ductus cysticus aufnehmen, und der zwischen dieser Einmündungsstelle und dem Darm liegende Abschnitt des Ductus hepato-entericus wird dann als Ductus choledochus bezeichnet (Myxinoiden, Gymnophionen, die meisten Säuger, Mensch).

In anderen Fällen ist die Anzahl der Ductus hepatici noch grösser, und sie können dann unter sich sowohl wie mit dem Ductus cysticus Netze erzeugen und wohl auch an verschiedenen Stellen in den Ductus hepato-entericus einmünden. So verhält es sich z. B.

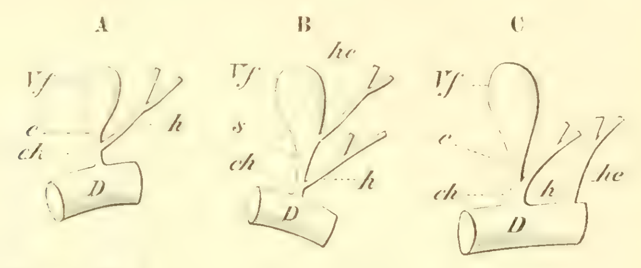


Fig. 281—282. **A, B, C** Verschiedene Modificationen des Gallenausführungssystems. *D* Duodenum, *Vf* Vesica fellea, *c* und *s* Ductus cysticus, *h* Ductus hepaticus, *ch* Ductus choledochus, *hc* Ductus hepato-cysticus, *he* Ductus hepato-entericus.

bei Anuren und speciell bei Rana esculenta. Ganz dasselbe gilt auch für Lacerta, und hier wie dort kann der Ductus die Substanz des Pankreas durchsetzen und dabei den Ductus Wirsungianus aufnehmen, sodass beide mit einer gemeinsamen Oeffnung auf einer Papille oder Falte des Darmes ausmünden.

Ausser dem Ductus choledochus können auch noch eigene Ductus hepato-cystici und hepato-enterici, welch letztere den Darm für sich durchbohren, vorhanden sein; so z. B. bei manchen Fischen. Wieder in anderen Fällen existirt ein von der Blase direct in den Darm mündender Ductus cystico-entericus u. s. w.

Bezüglich der feineren Structurverhältnisse der Leber verweise ich auf die Arbeiten von Eberth und Oppel.

Bauchspeicheldrüse (Pankreas).

Die nach ihrer Form und nach der Zahl ihrer Ausführungsgänge sehr verschiedene Bauchspeicheldrüse bildet sich in der Regel vom Epithel des Mitteldarmes aus. In ihrer primitivsten Anlage bleibt sie nach Laguesse und W. N. Parker bei Protopterus innerhalb der Darm-, bezw. Magenwand — d. h. zwischen Muscularis und Serosa — liegen und öffnet sich mit ihren Ausführungsgängen in den Gallengang. Vielleicht handelt es sich in jenen Fällen, wo, wie z. B. bei Cyclostomen, ein Pankreas „fehlen“ soll, um ähnliche Verhältnisse.

Bei einigen Knochenfischen, welchen man früher ein Pan-

kreas ganz absprach, stellt dasselbe keine compacte Drüse dar, sondern ist in Form feiner, zwischen den Platten des Mesenterium eingeschlossener Züge durch die ganze Bauchhöhle vertheilt. Beim Karpfen, Labrus, Gobio und Syngnathus liegt ein Theil des Pankreas in die Leber eingebettet.

Bei anderen Teleostiern und den Selachiern stellt das Pankreas eine compacte Drüsenmasse dar (Legouis, Laguesse).

Bei einigen Haien und Rochen, bei Chimaera, dem Stör, bei der Ringelnatter und bei Eidechsen handelt es sich, wie Leydig gezeigt hat, um sehr nahe Lagebeziehungen des Pankreas zur Milz. Nach Kupffer soll beim Stör das Pankreas zu der Milz sogar in genetischer Beziehung stehen, insofern das beiden Organen als Ausgangspunkt dienende, an der dorsalen Wand des Dotterdarms gelegene Divertikel rechts an der Bildung des Pankreas, links an der ersten Anlage der Milz betheiligt ist. Was zunächst das Pankreas betrifft, so lassen sich im Laufe der weiteren Entwicklung beim Stör zwei dorsale und zwei ventrale, ursprünglich tubulöse Anlagen pes Pankreas constatiren. Von den ersteren liegt die eine, zuerst entstehende, hinten am Uebergang des sich eben differenzirenden Mitteldarmes (Duodenum ant.) in den Hinter- resp. Klappendarm, die andere weiter vorne, gleich am Beginne des Mitteldarmes, ein wenig caudalwärts von der Einmündung des primitiven Leberganges. Dieses vordere der dorsalen Pankreasdivertikel entspricht dem dorsalen Pankreas der Amphibien, Vögel und Säuger. Ausser diesen beiden dorsalen Pankreasdivertikeln entwickeln sich aber nach Kupffer beim Stör auch noch zwei vom primitiven Lebergang aus entstehende Pankreasdivertikel, welche mit den dorsalen — letztere verlieren allmählich durch Abschnürung vom Darm ihre Mündungen — später zu einem gemeinsamen Pankreassystem zusammenwachsen.

Es ergiebt sich aber weiter aus dem Entwicklungsgange, dass die beiden dorsalen Anlagen nur auf der rechten Seite des Mitteldarms an der Bildung des Pankreas Theil nehmen, auf der linken Seite aber die Milz und durch medianwärts gerichtete Ausläufer das subchordale perivasculäre und perinephritische Lymphgewebe bilden. In Folge dessen kann man, entsprechend den ursprünglich getrennten Anlagen des dorsalen Pankreas, anfangs eine hintere und vordere Milz unterscheiden, welche erst später zusammenwachsen.

Bei weitaus der grössten Zahl der Wirbelthiere kommt das Pankreas mit seiner Hauptmasse in die Nähe der Leber zu liegen, und häufig verbindet sich der Ausführungsgang mit demjenigen der Leber, oder es existiren mehrfache selbständige Ausführungsgänge in den Mitteldarm.

Das Amphibien-Pankreas entwickelt sich nach Götte und Göppert aus drei Anlagen, einer dorsalen und zwei ventralen. Später kommt es zur Vereinigung. Dasselbe gilt für die Teleostier, Vögel und Säugethiere[1]), und hier wie dort spielen die Gefässverhältnisse (in mechanischer Beziehung) eine grosse Rolle (Vena portarum, Art. mesenterica superior etc.). Bei der Vereinigung zweier, ursprünglich getrennter Pankreasanlagen sind in der Reihe der Säugethiere die allermannigfaltigsten Combinationen hinsichtlich der definitiven Anordnung der

[1]) Weitere Untersuchungen über die erste Anlage des Pankreas erscheinen dringend geboten, denn offenbar kommen unter dem mechanischen Einfluss der benachbarten grossen Blutbahnen auch secundäre Abspaltungen in Frage, wodurch eine ursprünglich getrennte Entstehung vorgetäuscht werden kann (vergl. H. Endres).

Ausführungsgänge möglich, nämlich: 1. Erhaltenbleiben der getrennten Ausmündungen beider Drüsenanlagen, 2. Rückbildung des Ausführungsganges der dorsalen Pankreasanlage, 3. Rückbildung des Ausführungsganges der ventralen Pankreasanlage. Die Möglichkeit des Zustandekommens dieser Variationen erklärt sich einfach aus der Thatsache, dass, wo zwei Ausführungsgänge vorhanden, stets Anastomosen derselben nachweisbar sind, sodass Rückbildungen des proximalen Theiles des einen oder des anderen Ausführungsganges unbeschadet der Drüsenfunction stattfinden kann (STOOSS).

Beim Proteus löst sich, wie A. OPPEL gezeigt hat, der hintere Theil des hier in der Bauchfellduplicatur zwischen Leber und Darm liegenden Pankreas vom Darm ab und läuft auf der concaven Leberfläche fadenartig aus, ähnlich wie bei manchen Fischen. Die Ausführungsgänge durchbohren die Darmwand an zahlreichen Punkten, und zwar an zwei verschiedenen Stellen. An der einen münden sie für sich, an der anderen, mehr caudalwärts gelegenen Stelle aber, unter vorheriger Anastomose mit den Gallengängen aus.

Wahrscheinlich gehört die vordere Gruppe von Gängen dem dorsalen Pankreas an, doch lässt sich dies ohne die Entwicklungsgeschichte nicht entscheiden.

Alle darauf untersuchten geschwänzten Amphibien besitzen zwei, oft weit voneinander getrennte Mündungsstellen von Ausführungsgängen, eine vordere, dicht hinter dem Pylorus gelegene, und eine hintere, in welcher die Ductus pancreatici in wechselnder Combination mit dem Ductus choledochus münden. Bei den ungeschwänzten Amphibien hat sich die vordere Mündung zurückgebildet, sodass nur mehr eine einzige besteht.

Aehnliche Verhältnisse wie bei Urodelen scheinen unter den Reptilien bei Schildkröten und Crocodilen zu bestehen; auch hier sind zwei Ausführungsgänge vorhanden, von denen der eine mit dem Ductus choledochus vereint mündet. Bei den Vögeln, wo es sich ebenfalls um eine mehrfache Pankreasanlage handelt, sind zwei, manchmal sogar drei (Otis, Anas boschas, Cygnus) Ausführungsgänge vorhanden; bei Picus viridis ist die Bauchspeicheldrüse in drei getrennte Lappen, jeder mit eigenem Ausführungsgang, getheilt. Nicht immer bestehen innige Beziehungen zwischen Ductus choledochus und Ductus pancreaticus; so sind diese beiden Gänge bei Struthio drei Fuss voneinander entfernt.

Bezüglich der Verhältnisse beim Menschen verweise ich auf die Arbeiten von ZIMMERMANN, HAMBURGER, FELIX und ENDRES. Nach den Resultaten der beiden erstgenannten Autoren handelt es sich ursprünglich um zwei getrennte Pankreasanlagen, von welchen die eine, kleinere, zuerst gesondert, später aber gemeinsam mit dem Ductus choledochus in das Duodenum mündet, während die andere, grössere, näher am Pylorus einmündet. Die beiden Drüsenanlagen treten im II. Embryonalmonat miteinander in Anastomose. Der kleine SANTORINI'sche Ausführungsgang des Erwachsenen entsteht aus dem in seiner Entwicklung zurückbleibenden, an das Duodenum angrenzenden Abschnitt der grossen Drüsenanlage, während der Ductus Wirsungianus seinen Weg durch das Verwachsungsgebiet beider Drüsenanlagen nimmt, um dann im Bereich der ursprünglichen kleinen Drüsenanlage, stets zusammen mit dem Ductus choledochus, auszumünden. Eine getrennte Ausmündung des Ductus choledochus und des Ductus Wirsungianus existirt niemals (HAMBURGER).

Nach W. FELIX bestehen wahrscheinlich auch beim Menschen drei

Anlagen, von welchen die beiden ventralen Anlagen miteinander verschmelzen. Was das im hinteren Bezirk des Dünndarmes zuweilen beim Menschen vorkommende „Nebenpankreas" anbelangt, so verweise ich auf die Arbeit von C. NAUWERCK und die darin citirte Literatur.

G. Athmungsorgane.

Die Athmungsorgane der Wirbelthiere sind in topographischer, wie in genetischer Beziehung aufs Engste an das Darmrohr geknüpft und zerfallen in **Kiemen** und **Lungen**. Erstere, als die phyletisch älteren Organe, sind auf die Wasserathmung berechnet und liegen im Bereich des primären Munddarmes resp. der Visceral- oder Kiemenbögen; letztere stellen paarige, sackförmige Ausstülpungen des Vorderdarmes dar, welche in den Leibesraum zu liegen kommen und der Luftathmung dienen. Möglicherweise fallen auch die Lungen phylogenetisch unter den Gesichtspunkt eines hintersten Kiementaschenpaares, das nicht mehr zum Durchbruch gegen die äussere Haut gelangt, sondern, nachdem die Leibeshöhle bereits ringsherum gebildet war, cölomwärts auswachsend, sich entwickelte.

Beide Apparate können sich bei einem und demselben Thiere nebeneinander entwickeln, allein sie treten, abgesehen von seltenen Ausnahmen (Dipnoër und vielleicht auch Siren unter den Ichthyoden), nie gleichzeitig in Function, sodass sie sich also in physiologischer Beziehung gegenseitig geradezu ausschliessen. Das Ausschlaggebende hierbei sind die Circulationsverhältnisse, indem nur dort eine Respiration denkbar ist, wo venöse, d. h. mit Kohlensäure geladene Blutbahnen mit dem umgebenden Medium derart in Contact treten, dass jenes Gas abgegeben und dafür ein anderes, nämlich Sauerstoff, aufgenommen und mittelst eines arteriellen Blutstromes dem Körper zugeführt werden kann.

So lange diese Bedingungen für eine Oxydation des Blutes nicht erfüllt sind, so lange kann man auch nicht von einem Athmungsorgane reden. Ich meine die sogenannte **Schwimmblase** der Fische, welche zwar nach dem Modus einer Lunge, d. h. als Ausstülpung aus dem Vorderdarm entsteht, zu keiner Lebensperiode jedoch jene Kreislaufsverhältnisse aufweist. Sie erhält vielmehr stets nur arterielles Blut aus der Aorta und giebt venöses Blut an die Venae cardinales oder an die Pfortader wieder ab; folglich ist sie nur in morphologischem, nicht aber in physiologischem Sinne eine Lunge.

I. Kiemen.

Die Kiemen stellen, wie schon zu wiederholten Malen hervorgehoben worden ist, eine Reihe hintereinanderliegender, bilateral angeordneter Ausstülpungen des primitiven Vorderdarmes vor, welche im Laufe der Entwicklung durch die äussere Haut durchbrechen. So ist ein Durchgangsweg für das durch den Mund einströmende Wasser geschaffen, und um den an dasselbe gebundenen Sauerstoff in möglichst ausgiebiger Weise zu absorbiren,

macht sich im Bereich jener Oeffnungen das Bestreben geltend, blättrige oder fadenartige, reich vascularisirte Fortsätze, d. h. Kiemen, zu entwickeln. Jene zerfallen je nach ihrer Lage in innere und äussere.

Während nun die **Fische** zeitlebens functionirende Kiemen besitzen, gilt dies nur für einen kleinen Theil der Amphibien, nämlich für die **Ichthyoden**; alle übrigen durchlaufen nur in ihrer Jugend ein Kiemenstadium und werden später lungenathmend, sodass man aus dem Studium dieser einen Thiergruppe ein vortreffliches Bild der phyletischen Entwicklung gewinnt, welche sämmtliche höhere Vertebraten einst durchlaufen haben müssen.

Mit der Gruppe der Amphibien schliesst das Auftreten von functionirenden Kiemen ein für allemal ab. Welch mächtigen Factor aber die Kiemenathmung in der Organisation des Thierkörpers darstellt und wie sie sich in Zeiträumen von ungemessener Dauer darin befestigt hat, beweist der Umstand, dass sie bis zu den höchsten Thierformen, den Säugern hinauf, im Auftreten von Kiementaschen beziehungsweise -Furchen[1]) und -Bögen, sowie in einer bestimmten Anordnung des Gefässsystems ihren morphologischen Ausdruck findet. Somit können wir mit vollster Sicherheit den Satz aussprechen, dass auch die Amnioten in ihrer Stammesgeschichte ein Stadium durchlaufen haben müssen, in welchem sie einmal kiemenathmend waren.

Auf den Functionswechsel, dem ihr Kiemenskelet nach Ablauf jener Periode theilweise unterlag, habe ich schon früher, im Capitel über das Kopfskelet und das Gehörorgan, hingewiesen.

Bei Cheloniern, Sauriern[2]) und Ophidiern legen sich noch fünf Kiementaschen an, allein da und dort, wie bei Lacerta, brechen nur noch die drei vordersten durch, die vierte nur ausnahmsweise, die fünfte nie. Aehnlich verhält es sich bei Vögeln, wo sich übrigens auch schon das dritte Paar nur ausnahmsweise nach aussen öffnet, während dies beim vierten und fünften (inconstant auftretenden) nie geschieht (VAN BEMMELEN). Bei Säugethieren treten nur noch vier Kiementaschen auf, und hier, wie überall, tragen die am weitesten nach hinten liegenden einen durchaus rudimentären Charakter, eine Thatsache, welche im Verhalten des Kiemenapparates der Anamnia eine Parallele findet. So macht sich also in der Phylogenie wie in der Ontogenie eine in proximaler Richtung fortschreitende Reduction der Kiemenspalten und -Bögen bemerklich.

Fische.

Bei **Amphioxus** wird die Kiemenhöhle durch eine Schleimhautfalte, in welcher sich ein Muskel entwickelt, von der Mundhöhle abgeschlossen. Die Respirationskammer erstreckt sich, von zahlreichen elastischen,

[1]) Der Ausdruck Kiemenfurchen bezieht sich auf den Menschen und viele Säugethiere, weil es hier zwischen Entoderm und Ektoderm in der Regel nicht mehr zum Durchbruch, d. h. zu keiner Spaltbildung mehr kommt. Ausnahmsweise, wie z. B. bei Rinds- und Schafembryonen, kann dies übrigens noch der Fall sein.

[2]) Lacerta vivipara zeigt sogar noch die Anlage einer sechsten Kiemenspalte.

unter der Herrschaft von Muskeln stehenden Stäben von cuticularer Natur gestützt, fast bis zur Mitte des Körpers nach rückwärts. In einer gewissen Entwicklungsperiode münden die 80—100 Kiemenspalten frei nach aussen, später aber werden sie von zwei seitlichen Hautfalten überwachsen, wodurch ein sogenannter Peribranchialraum gebildet wird. Von hier aus wird das ausgeathmete Wasser weiter nach hinten geführt und aus einer hinter der Körpermitte gelegenen Oeffnung, dem sogenannten Porus abdominalis, oder, wie er richtiger heissen würde: Porus branchialis, entleert (vergl. das über die Pori abdominales handelnde Capitel)[1]).

Diese, auf uralte Verhältnisse zurückweisende, auf einen sehr grossen Abschnitt des Körpers sich erstreckende Ausdehnung des Kiemenapparates erfährt schon bei den **Cyclostomen** eine bedeutende Einschränkung.

Wir haben zunächst den Ammocoetes ins Auge zu fassen.

Hier liegt der Oesophagus in directer Rückwärtsverlängerung der Kiemenhöhle (Fig. 284 *A*), und am Eingang zur letzteren befindet sich eine muskulöse Schleimhautfalte (Fig. 285 *V*), das sogenannte Velum oder Mundsegel. Die bei Ammocoetes vorhandenen sieben[2]), mit blattartigen Schleimhautfältchen besetzten Kiemenspalten persistiren auch bei Petromyzon, allein hier wird der Kiemenkorb nach hinten blindsackartig abgeschlossen, während das Darmrohr, mit der Herausbildung eines Saugmaules, nach vorne auswächst. In Folge dessen geräth man vom Munddarm aus in zwei Hohlräume, einen ventral liegenden Kiemensack und einen dorsal liegenden Oesophagus (Fig. 284 *B*).

Während nun bei Petromyzonten die einzelnen Kiemengänge frei nach aussen münden, ist dies bei Myxine nicht der Fall; hier ist vielmehr insofern eine Modification jenes ursprünglicheren Verhaltens eingetreten, als die äusseren Kiemengänge zu langen Röhren ausgewachsen sind, welche jederseits zu einem gemeinsamen,

---

[1]) Bezüglich der feineren Architektonik des Kiemenkorbes von Amphioxus verweise ich auf die Arbeit von J. W. Spengel.

[2]) Nach Ch. Julin ist der N. facialis von Ammocoetes vollkommen homolog demjenigen der Selachier; dies lässt sich sowohl an seinem Ursprung, wie an der Art seines Verlaufes klar erkennen. Ebenso sind auch die betreffenden Gefässverhältnisse im Bereich der 1. Kiemenspalte resp. des Spritzloches bei beiden dieselben, und es kann kein Zweifel darüber bestehen, dass die 1. Kiemenspalte von Ammocoetes dem Spritzloch (Hyo-Mandibularspalte) der Selachier entspricht.

Dieselbe vollständige Uebereinstimmung gilt auch für den N. glossopharyngeus und seine topographischen Beziehungen zur zweiten Kiemenspalte bei Ammocoetes resp. der Hyo-Branchialspalte der Selachier. Julin bestreitet auf Grund dieser seiner Resultate, dass es sich in der Hyoidgegend um eine Verschmelzung ursprünglich zweier getrennter Branchialblätter, zwischen welchen einst eine Kiemenspalte gelegen haben soll, gehandelt haben könne.

Für die weiter nach hinten (von der dritten ab) liegenden Kiemenspalten kann bezüglich ihrer Homologie bei Ammocoetes und den Selachiern (Hexanchus) vollends kein Zweifel bestehen.

Bei ganz jungen Ammocoeten zeigt sich der dorsale Abschnitt der letzten Kiementasche in eine wohl abgesetzte Bucht verwandelt, welche gerade den nach hinten in den Pleuro-Pericardialraum vorragenden Theil der ganzen Kiementasche einnimmt und mit dem Eingang in den Oesophagus breit zusammenhängt. In älteren Stadien, wo der über die Kiementasche vorgeschobene obere Zipfel jenes Leibesraumes zurückgebildet ist, hat man die Kiemenbucht an der Decke zu suchen. Sie zeigt sich in ein schlauchförmiges Diverticulum verwandelt, welches neben dem Anfangstheil der Speiseröhre eine Strecke weit nach hinten zieht und dann blind endigt (A. Götte).

langen Gange zusammenfliessen. Dieser mündet weit hinten vom Kiemenapparat an der Bauchseite des Thieres aus.

Von den **Selachiern** an treten die Kiemen in engere Be-

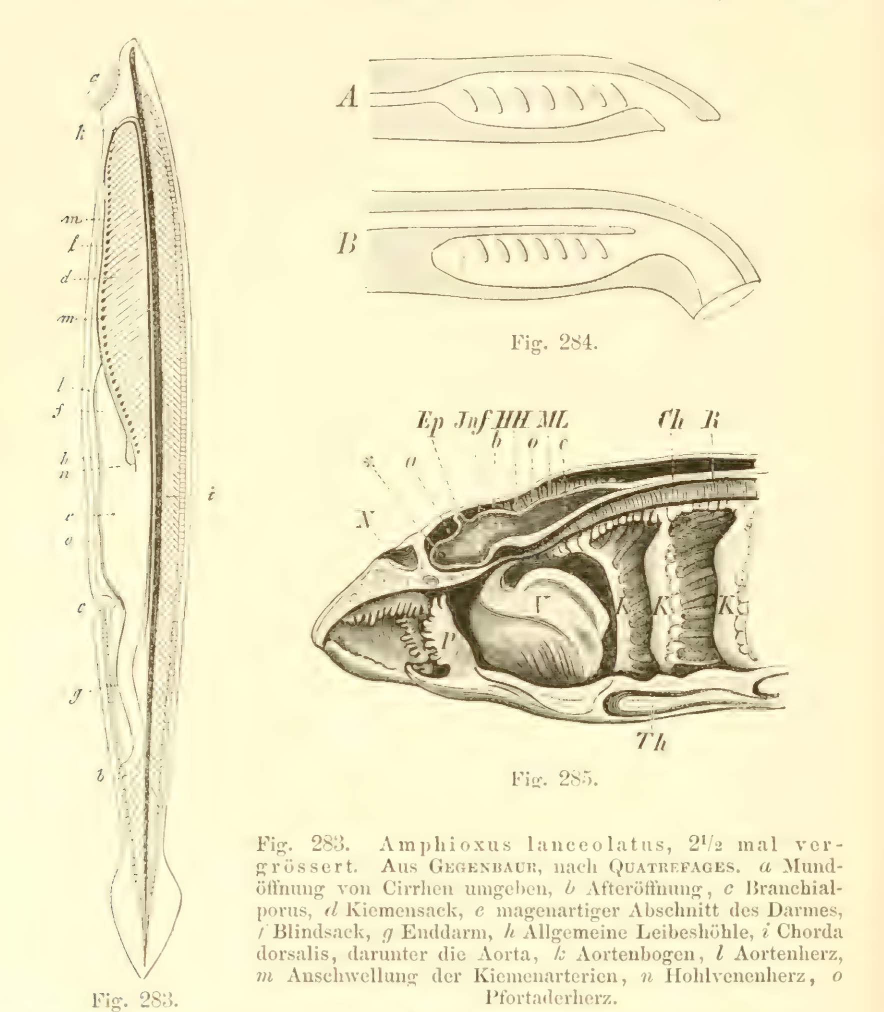


Fig. 284.

Fig. 285.

Fig. 283.

Fig. 283. Amphioxus lanceolatus, $2^1/_2$ mal vergrössert. Aus Gegenbaur, nach Quatrefages. *a* Mundöffnung von Cirrhen umgeben, *b* Afteröffnung, *c* Branchialporus, *d* Kiemensack, *e* magenartiger Abschnitt des Darmes, *f* Blindsack, *g* Enddarm, *h* Allgemeine Leibeshöhle, *i* Chorda dorsalis, darunter die Aorta, *k* Aortenbogen, *l* Aortenherz, *m* Anschwellung der Kiemenarterien, *n* Hohlvenenherz, *o* Pfortaderherz.

Fig. 284. Längsschnitt durch den Kopf von Ammocoetes (*A*) und Petromyzon (*B*). Schema.

Fig. 285. Längsschnitt durch den Kopf von Ammocoetes. *V* Velum, *P* Papillen der Schleimhaut, *K K K* die drei vordersten Kiemen, *Th* Gl. thyreoidea (Hypobranchialrinne), *N* Nasensack, * Eingang in den Bulbus olfactorius von der Höhle (*a*) des Vorderhirns aus, *Ep* Epiphyse, *Jnf* Infundibulum, *HH* Hinterhirn, *ML* Medulla oblongata. *b*, *c* Höhlen dieser Hirntheile, *o* Subduralraum, *Ch* Chorda dorsalis, *R* Rückenmark.

ziehungen zu den Visceralbögen, d. h. sie sitzen ihrer convexen Seite in Gestalt von dicht gedrängten, kammartig angeordneten Blättern unmittelbar auf (Fig. 286). Dabei sind sie auf beiden Seiten der die einzelnen Kiementaschen voneinander trennenden Septa fest-

gewachsen, sodass also jedes Septum sowohl an seiner vorderen, als an seiner hinteren Fläche Kiemenblättchen trägt.

In der Regel existiren bei Selachiern fünf Kiemenspalten, allein die primitivsten Formen, die Notidaniden, besitzen noch 6—7, und da auch das Spritzloch, sowie gewisse bei Selachier- und Rochenembryonen an der Hintergrenze des Kiemenapparats auftretende, taschenartige Ausstülpungen der Schleimhaut (vergl. die bei der Gl. thyreoidea erwähnten Suprapericardialkörper, VAN BEMMELEN) unter denselben morphologischen Gesichtspunkt fallen, so erhellt daraus, dass der Kiemenapparat der Selachier früher eine grössere Ausdehnung besessen haben muss.

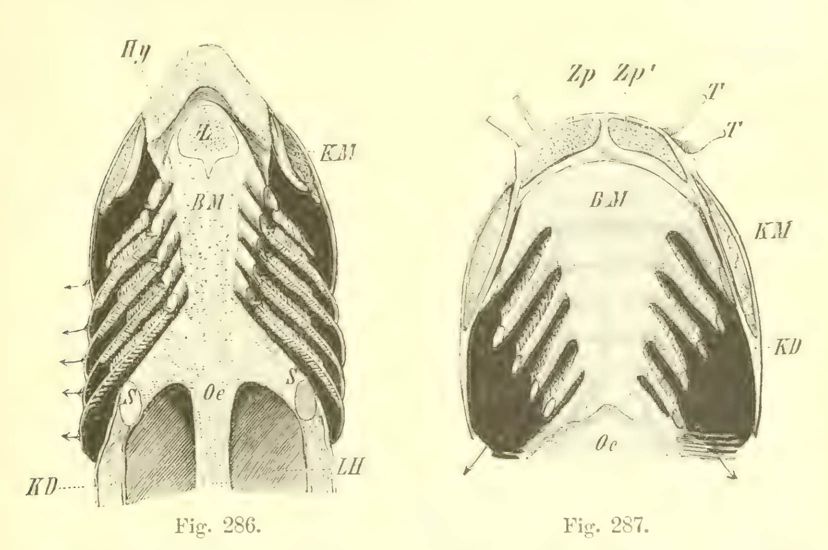


Fig. 286. Fig. 287.

Fig. 286. Flächenschnitt durch einen Selachierkopf, halbschematisch. Man sieht auf den Boden der Mundhöhle. *KM* Kiefermuskulatur, *Z* Zunge, *Hy* Hyoidbogen, durchschnitten; dahinter liegen fünf durchschnittene, echte Kiemenbogen, *BM* Mundschleimhaut, *Oe* Oesophagus, *S*, *S* Schultergürtel durchschnitten, *LH* Leibeshöhle. Die Pfeile bedeuten die Ausmündungen der fünf Kiementaschen.

Fig. 287. Flächenschnitt durch den Kopf von Silurus glanis, halbschematisch. *T T* Tentakel, *Zp*, *Zp*[1] Zahnplatten des Unterkiefers, *BM* Mucosa oris, *Oe* Oesophagus, *KM* Kiefermuskulatur, *KD* Kiemendeckel, hinter welchem (bei dem Pfeil) der gemeinsame Kiemenraum ausmündet.

Nach den verschiedenen Stufen der Entwicklung der Spritzlochkieme kann man die Selachier in drei Gruppen bringen. Bei der ersten, welche durch die Notidaniden (Heptanchus und Hexanchus) repräsentirt wird, existirt noch eine wohlgestaltete Kieme, bei der zweiten Gruppe handelt es sich um ein ziemlich einfaches Wundernetz, bei der dritten endlich besteht nur noch ein an der Vorderseite des Spritzloches vorbeiziehendes Gefäss, welches unbedeutende Zweige abgiebt.

Den Uebergang zwischen der ersten und zweiten Gruppe vermittelt Carcharias. In die zweite Gruppe selbst sind zu stellen: Galeus, Mustelus, Scyllium, Pristiurus, Lamna, in die dritte Trygon und Torpedo. Die Ueberleitung von der zweiten zur dritten Gruppe übernimmt Squatina (H. VIRCHOW).

Während nun die Kiementaschen der Selachier je einzeln für sich, d. h. mit getrennten Oeffnungen, nach aussen münden, handelt es sich von den **Ganoiden** an um keine abgekammerten Kiementaschen mehr. Man geräth also durch die inneren (pharyngealen) Kiemenspalten, nach aussen vordringend, jenseits der Kiemenblättchen in eine gemeinsame Branchialhöhle, welche von dem Kiemendeckel und von der Branchiostegalmembran (vergl. das Kopfskelet) derart überlagert wird, dass nur eine einzige Ausgangsöffnung für die Kiemenhöhle übrig bleibt (Fig. 287).

In der Regel besitzen die **Teleostier**[1]) nur vier kiementragende Visceralbögen, und dasselbe gilt für alle Ganoiden. Dass aber alle diese Fische so gut wie die Selachier in früheren Perioden einen reicher entfalteten Kiemenapparat besessen haben müssen, beweist die bei manchen Ganoiden zeitlebens, bei Teleostiern aber nur ontogenetisch, im Bereich des Hyoids resp. des Spritzloches noch auftretende, rudimentäre Pseudobranchie oder Spritzlochkieme, sowie die an der unteren und inneren Fläche des Kiemendeckels sitzende Kiemendeckelkieme (Acipenser, Lepidosteus, Teleostierembryonen). Letztere ist physiologisch noch als Kieme thätig, erstere dagegen erhält arterielles und entleert venöses Blut („Pseudobranchie")[2]).

Bei manchen Teleostiern, zumal bei Schlammbewohnern (manche Siluroiden, Clupeiden, Labyrinthobranchia und Characiniden), entwickeln sich im hinteren Bereich der Kiemenhöhle, unter den mannigfachsten Modificationen des Kiemenskeletes, gewisse Apparate (sackförmige Ausstülpungen, Blätter- und Maschenwerke, Wundernetzbildungen, Fettgewebe etc.) zur Aufnahme von Wasser und Luft. Dieselben gestatten, als accessorische Athmungsorgane fungirend, den betreffenden Fischen wenigstens vorübergehend ein amphibienartiges Leben, d. h. eine temporäre Luftathmung. Ihre Blutversorgung geschieht vom Kiemenkreislauf aus. Genaueres hierüber findet man in meinem Lehrbuch d. vgl. Anatomie.

Bei Petromyzon geschieht die Inspiration und Exspiration durch die Kiemenlöcher, mag das Thier fest gesogen sein oder nicht. Nur selten tritt ein Strom Wasser durch den Mund aus und ein. Die Nase zieht bei jeder Inspiration einen Strom Wasser ein und stösst ihn mit der Exspiration aus. Grosse Exemplare von P. marinus spritzen das Wasser 5 cm weit.

Wie bei Petromyzon so verengert und erweitert sich auch bei Ammocoetes der Kiemenkorb bei der Athmung, allein die Einathmung und Ausathmung erfolgt hier wie bei den übrigen Fischen, nämlich so, dass Wasser in die Mundhöhle eingeschluckt und durch Verengerung der letzteren durch die Kiemen wieder ausgestossen wird. Dabei heben und senken sich die Kiemenbögen, entfernen sich bei der Inspiration voneinander und nähern sich bei der Exspiration.

[1]) Bei Teleostiern kommt zuweilen eine Reduction auf drei, ja sogar auf zwei kiementragende Visceralbögen vor.

[2]) Die Pseudobranchie erhält ihr Blut aus dem vordersten der bei Teleostiern sich anlegenden sechs Arterienbögen. F. Maurer hat ihren früheren Namen Arteria hyoidea durch Arteria hyo-mandibularis passend ersetzt. Sie ist der Spritzlochkieme der Selachier und Ganoiden homolog (Joh. Müller, A. Dohrn).

Dipnoër.

Die Dipnoër athmen während ihres Aufenthaltes im Wasser mit Kiemen, doch bedienen sie sich, indem sie, namentlich bei zeitweiser Verschlechterung des Wassers, an die Oberfläche kommen, nicht selten auch der Lungen. Der im Sommerschlaf befindliche Protopterus athmet ausschliesslich mit Lungen, wie ich dies im Capitel über das Integument bereits des Näheren erörtert habe. Was den Kiemenapparat betrifft, so erregt er deswegen unsere ganz besondere Aufmerksamkeit, weil bei Protopterus (vergl. das Kopfskelet) neben den auf den Visceralbögen sitzenden inneren Kiemen, welche sich, wie bei Fischen, als entodermale Bildungen entwickeln, auch noch äussere vorkommen. Diese liegen zu dreien an der hinteren, oberen Grenze des Schulterbogens, wo sie durch Bindegewebe und Gefässe, welche sie aus dem II., III. und IV. Aortenbogen erhalten, befestigt sind. Auch bei Selachiern, Polypterus und Cobitis werden in den Jugendstadien äussere, auf die Resorption des Dotters, also auf eine nutritive Thätigkeit berechnete Kiemenfäden angetroffen[1]).

Aehnlich wie bei Ganoiden und Teleostiern findet sich auch bei Dipnoërn nur eine einzige, von einem (allerdings rudimentären) Kiemendeckel überlagerte, äussere Oeffnung.

Die Kiemen des Ceratodus sind viel mehr nach dem Teleostiertypus gebaut, und von den fünf Branchialbögen tragen vier vollkommene Kiemen. Das Hyoid trägt eine Pseudokieme.

Bei Protopterus trägt der Hyoidbogen nur eine Pseudobranchie. Der I. und II. Branchialbogen trägt gar keine Kiemen, der III. und IV. dagegen besitzt solche auf der Vorder- und Hinterseite; der fünfte auf der Vorderseite.

Amphibien.

Bei **Urodelenlarven** und **Ichthyoden**, wo sich in der Regel noch fünf Kiementaschen anlegen, von denen aber die hinterste und die vorderste (Hyomandibular- oder Spiracularspalte) nicht mehr zum Durchbruch gelangt, handelt es sich um drei übereinander liegende, von oben nach unten an Grösse abnehmende, frei über die äussere Haut hervorragende bindegewebige, durch keinen Knorpel gestützte Kiemenbüschel. Diese ektodermalen Kiemenbildungen haben mit den Vorderdarmkiemen der Fische nichts zu schaffen, sondern stellen selbständig erworbene Bildungen dar. Sie entstehen vom Ektoderm her[2]) in Form kleiner Höckerchen bezw.

---

[1]) Bei Selachiern sitzen die äusseren Kiemenfäden stets in der Tiefe der Kiemenspalten fest, sie sind also entodermaler Natur und mit den später zu schildernden, aus dem Ektoderm hervorgehenden Kiemenfransen der Amphibien nicht homolog. Wie sich hierin die Dipnoër verhalten, ist nicht bekannt.

[2]) Höchstwahrscheinlich sind auch die secundären, inneren Kiemen (s. u.) der Anuren ektodermalen Ursprungs. In diesem Fall würde es sich auch bei ihnen (im Gegensatz zu Fischen, wo die entodermal entstehenden Kiemen auf eine Darmathmung hinweisen), wie bei den äusseren Kiemen, um eine Hautathmung handeln (F. Maurer).

F. Maurer betrachtet das Wasserleben der Amphibien als etwas secundär Erworbenes; er führt dafür unter Anderem den Umstand in's Feld, dass gewisse ventrale Rumpfmuskeln, welche erst nach der Metamorphose, d. h. während des terrestrischen Lebens, für die betreffenden Thiere von Bedeutung werden, schon bei Perennibranchiaten und den Larven der Caducibranchiaten auftreten. Ebendahin soll bei diesen Formen auch das Auftreten von Lungen gehören.

Bläschen, die bald eine fingerförmige Lappung zeigen, an der seitlichen Halsgegend und sind später an ihren Rändern blätterartig gelappt, quastenartig, mit Fransen versehen, oder auch fein baumartig verzweigt, zeigen also die mannigfachsten, auf eine Vergrösserung der Respirationsfläche berechneten Einrichtungen. Sie stehen, den hintersten (äussersten) Enden der drei vordersten Kiemenbögen aufsitzend, wie bei Fischen unter der Herrschaft einer complicirten Muskulatur und sind, im Interesse der stetigen Erneuerung des umgebenden Mediums, mit Flimmerepithel überzogen.

Beim Axolotl und den Salamandridenlarven existiren vier, bei Menobranchus und Proteus nur zwei innere, die Schlundwand durchbohrende Kiemenspalten. Jene zeigen also ein primitiveres, diese dagegen ein reducirteres Verhalten. An der äusseren Haut ist stets nur eine einzige, von einer wie ein Kiemendeckel angeordneten Hautfalte überlagerte Oeffnung vorhanden.

Bei Derotremen schwinden die Kiemen vollständig; es erhält sich aber ein zwischen dem III. und IV. Bogen liegendes Kiemenloch.

Was speciell die Verhältnisse von Amphiuma, des einzigen Repräsentanten der Derotremen, deren Entwicklung einigermassen bekannt ist, anbelangt, so gestalten sich hier die Verhältnisse nach J. S. Kingsley folgendermassen: Die Hyomandibularspalte sowie die erste und zweite ächte Kiemenspalte brechen nicht mehr nach aussen durch, wohl aber gilt dies, wie oben schon erwähnt, für die zwischen dem III. und IV. Branchialbogen liegende, zeitlebens in Function bleibende dritte Kiemenspalte. Hinter dem IV. Branchialbogen, d. h. zwischen diesem und der Trachea, legen sich noch zwei weitere Grübchen an, welche sich in ihrer serialen Anordnung aufs Deutlichste als die Reste zweier einst hier vorhandenen, den zwei hintersten Kiemenspalten der Selachier und Ganoiden entsprechenden Gebilde erkennen lassen. Die vordere der beiden (die vierte) ist auch bei anderen Amphibien schon gesehen und hier als „Suprapericardialkörper" beschrieben worden (vgl. die Glandula thyreoidea); die hintere (fünfte) dagegen ist zum erstenmal bei Amphiumalarven nachgewiesen (Kingsley). Bezüglich der phylogenetischen Beziehungen des Branchialskeletes zu demjenigen des Kehlkopfes, von denen später wieder die Rede sein wird, lässt sich von der Entwicklung des Amphiuma kein Aufschluss erwarten.

Die bei **Anuren** anfangs vorhandenen äusseren Kiemen schwinden schon nach kurzem Bestand und machen inneren, anders (baumförmig) gestalteten, Platz. Dabei rückt die äussere Respirationsöffnung immer weiter ventralwärts, um hier, sei es in der Medianlinie, oder seitlich davon, mit derjenigen der anderen Seite zu confluiren.

Wie bei Salamanderlarven und beim Axolotl, so kann man auch im Jugendstadium der Anuren von einer Kiemendeckel- oder Opercularfalte reden, welche die äusseren Kiemenöffnungen theilweise überwächst. Nie kommt es aber dabei zu einem knorpeligen oder gar knöchernen Stützskelet derselben; sie besteht vielmehr stets nur aus Bindegewebe, welches von der äusseren Haut einen Ueberzug erhält.

Betreffs der Kiemen besteht bei sehr jungen Froschlarven[1])

[1]) Bezüglich des an der Innenfläche der beiden Kiemenkorbhöhlen ausgebreiteten „Filter- oder Siebapparates" vergl. die Arbeit von F. E. Schulze. Ebenda-

ein Zustand, welcher dem bleibenden Kiemenapparate der Urodelen entspricht. Dies gilt nicht nur für die Gleichartigkeit und die Anordnung der äusseren Kiemen an den vorderen Kiemenbögen, sondern auch für das Verhalten der Blutgefässe. Der einzige Unterschied bezüglich der letzteren besteht darin, dass sich bei Anuren die primären Arterienbögen einige Zeit vor den secundären Kiemenarterien anlegen, während bei Urodelen ihre Anlage gleichzeitig erfolgt. Diese geringe Differenz schliesst nicht aus, dass man bei beiden von homologen Verhältnissen reden kann (F. Maurer).

Bei der Metamorphose der Amphibien schliesst sich die äussere Kiemenöffnung vollständig; sie wird von der Haut der Opercularfalte überwachsen, und damit ist der Anstoss zu veränderten Kreislaufsverhältnissen gegeben, wie sie beim Blutgefäss-System zur Erörterung kommen werden.



Fig. 288. Aeussere Kiemen von Urodelen. **A** von Siren lacertina, **B** von Siredon pisciformis, **C** von Salamandra atra, Larve. (Letztere Figur nach Chauvin.)

Die äusseren Kiemen der Amphibien können den allerverschiedensten Formänderungen unterliegen, wobei Anpassungserscheinungen eine grosse Rolle spielen.

Welche Ausdehnung sie bei der Larve der viviparen Salamandra atra erreichen, lehrt ein Blick auf Fig. 288 C. Von ähnlichem, ebenfalls gefiedertem Charakter erscheinen sie bei gewissen Gymnophionen, wie z. B. bei Epicrium glutinosum (Sarasin); bei anderen dagegen, wie bei Coecilia compressicauda, kommt es zur Entwicklung von zwei hinter dem Kopf hervorstehenden, grossen Lappen, auf denen sich die Gefässe verzweigen und die wohl in ihrer natürlichen Lage den Körper der Larve mantelartig umhüllen (Fig. 289, 290).

Auch bei Anuren finden sich interessante Umgestaltungen der ursprünglichen Kiemenformen. So kommt es z. B. bei Notodelphys zur Entwicklung von glockenförmigen, reich vascularisirten Kiemen, welche durch einen hohlen Stiel mit den Kiemenbogen in Verbindung stehen.

---

selbst finden sich auch interessante Mittheilungen über die Athmungsbewegungen von Pelobates fuscus.

Ausser den eigentlichen, für die Respiration bestimmten Apparaten sehen wir bei gewissen Amphibien resp. deren Larven auch noch andere Organe mit jener physiologischen Aufgabe betraut. So scheint bei dem

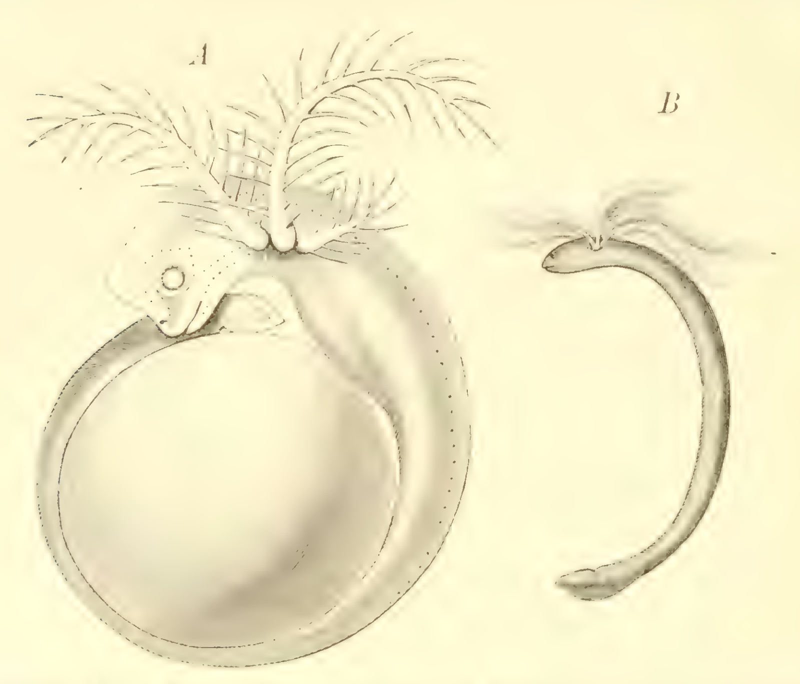


Fig. 289. **A** und **B**. Aeussere Kiemen von **Epicrium glutinosum**. Nach SARASIN.

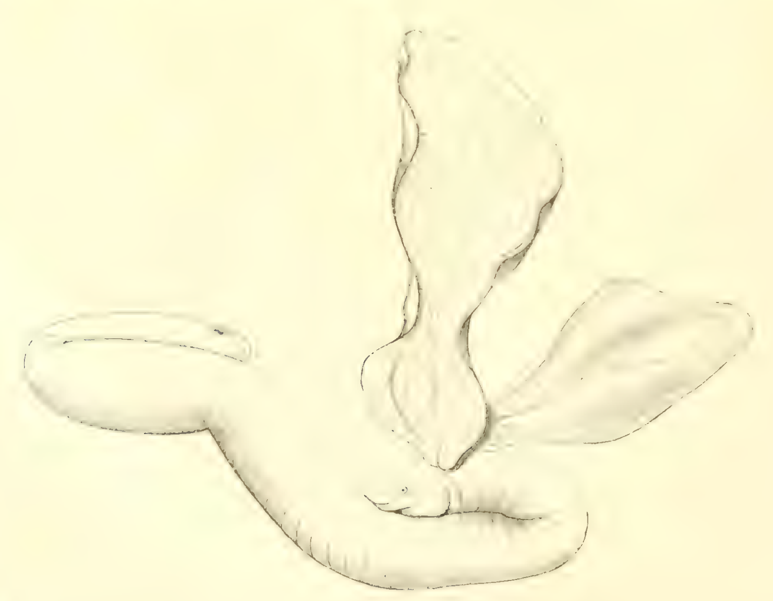


Fig. 290. Aeussere Kiemen von Coecilia compressicauda. Nach SARASIN.

Embryo des seine ganze Entwicklung im Ei durchlaufenden Hylodes martinicensis (Antillenfrosch) der dem Körper dicht anliegende, breite Schwanz als Athmungsorgan zu fungiren[1].

Bei Rana opisthodon (Bewohner der Salomons-Inseln), wo die ganze Entwicklung, wie bei Hylodes mart., ebenfalls im Ei abläuft, dienen etwa neun, auf beiden Seiten der Bauchhaut liegende, in Querreihen angeordnete Falten als Respirationsorgane (vgl. das Gebiss der Reptilien).

II. Schwimmblase und Lungen.

1) Die Schwimmblase.

Schwimmblase und Lungen verfolgen, wie oben schon erwähnt, denselben Entwicklungsplan und weichen morphologisch nur insofern voneinander ab, als die Lungen ausnahmslos aus der ventralen Seite des primären Vorderdarmes hervorwachsen, während dies bei der Schwimmblase nur ausnahmsweise der Fall ist (Polypterus). Bei Erythrinen mündet die Schwimmblase lateral in den Schlund. Die Abgangsstelle der Schwimmblase von der dorsalen Vorderdarmwand liegt bei verschiedenen Fischgruppen verschieden weit vorne oder hinten. Der Verbindungsgang (Ductus pneumaticus) kann, wie z. B. bei allen Ganoiden und vielen Teleostiern (Physostomen), zeitlebens offen bleiben, oder kann er, wie bei anderen Teleostiern (Aphysostomi oder Physoklisten), später obliteriren und zu einem bindegewebigen, soliden Strang degeneriren. Im letzteren Fall wird es sich selbstverständlich um keine von aussen eindringende Luft handeln, und man hat an eine, von der Schwimmblasenwand selbst ausgehende Gasausscheidung zu denken.

Stets liegt die Schwimmblase retroperitoneal, dorsalwärts im Leibesraum, zwischen Wirbelsäule (resp. Aorta und Urogenitalapparat) und Darmcanal. Sie stellt einen, häufig der ganzen Leibeshöhle an Länge gleichkommenden, unpaaren oder paarigen, mit bindegewebigen, elastischen und muskulösen Wänden versehenen Sack dar. (Ueber die zahlreichen Variationen vergl. mein Lehrbuch der vergl. Anatomie.)

Beide Hälften können symmetrisch oder asymmetrisch entwickelt sein, und wieder in anderen Fällen (gewisse Teleostier) zerfällt das unpaare Organ durch Einschnürungen in mehrere hintereinander liegende Abtheilungen; endlich kann es da und dort zu blinddarmähnlichen, mehr oder weniger zahlreichen Aussackungen kommen.

Was die Innenfläche der Schwimmblase betrifft, so ist sie entweder glatt, oder durch ein einspringendes, gröberes oder feineres

---

[1]) Bei Pipa handelt es sich wahrscheinlich um ähnliche Verhältnisse; ob dies aber auch für den im Sommerschlaf befindlichen Protopterus gilt, ist mir, nachdem ich vor einigen Jahren gegen hundert lebende Exemplare aus ihrer Schlammumhüllung zu befreien und auf ihre biologischen Verhältnisse genauer zu untersuchen Gelegenheit hatte, sehr zweifelhaft geworden. Der Schwanz zeigte sich allerdings hie und da zart geröthet; allein dies war durchaus nicht bei jedem Thier der Fall, und nie traf ich eine so intensive Röthung, wie ich sie im Jahr 1887 an zwei Exemplaren beobachtet hatte.

Wie mein Schüler, W. N. Parker, constatiren konnte, bildet jeder Protopterus, bevor er sich zum Sommerschlaf anschickt, durch Aspiration des ihn umgebenden Hautsecretes eine kleine Röhre, die er wie eine Pfeife zwischen den Lippen hält. Indem dieselbe an jener Stelle, wo die den Körper umhüllende häutige Kapsel deckelartig abgeschlossen ist, durch eine feine Oeffnung nach aussen mündet, ist für die atmosphärische Luft eine gesicherte Zuleitung geschaffen.

Balkensystem maschig, schwammartig. Man wird dadurch unwillkürlich schon an die Lunge der Dipnoër und Amphibien erinnert (Fig 291).

Auf die da und dort existirenden Beziehungen zwischen der Schwimmblase und dem Gehörorgan habe ich früher schon aufmerksam gemacht.

Auf Grund der Kreislaufsverhältnisse, wonach die Schwimmblase stets arterielles Blut empfängt und venöses abgiebt, kann es sich um keinen respiratorischen, sondern nur um einen hydrostatischen Apparat handeln, der dem betreffenden Fisch das Steigen und Sinken im Wasser ermöglicht[1]).

Von Interesse ist der von K. Möbius beschriebene Trommelapparat von Bolistes aculeatus. Es handelt sich um eine unter Muskelwirkung erfolgende Schwingung des „Postclaviculare". Die Schwingung wird fortgepflanzt auf die „Clavicula", auf die Wand und die Luft der Schwimmblase. Diese endlich überträgt ihn mittelst bilateral angeordneter beweglicher Hautplatten auf das umgebende Medium.

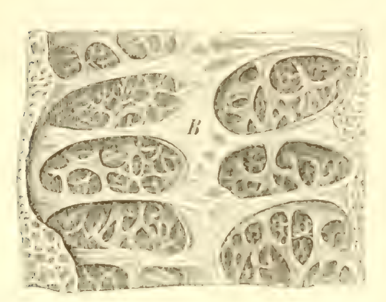


Fig. 291. Innenfläche der Schwimmblase von Lepidosteus mit dem Trabekelsystem. *B* Fibröses Längsband.

Bei dem zu den Siluroiden gehörigen Genus Clarias besteht die Schwimmblase aus einer mittleren und zwei seitlichen Parthieen. Die letzteren liegen in einigermassen trompetenförmig ausgehöhlten, seitlichen Fortsätzen des ersten Wirbelcomplexes. Der so gestaltete Apparat findet keinen Platz in der eigentlichen Bauchhöhle und bohrt sich deshalb jederseits durch die natürliche Spalte zwischen ventraler und dorsaler Portion des Seitenrumpfmuskels hindurch, sodass er mit seiner lateralen Endfläche gleich unter die Haut zu liegen kommt. Durch denselben Spaltraum dringt unter bruchsackartiger Vorstülpung des Peritoneums jederseits auch ein kleiner Lappen der Leber. Auch ein Stück Niere schiebt sich bis an die Haut vor, stülpt dabei aber das Peritoneum nicht mit aus. Beide liegen derart, dass sie vorne von der Hinterwand der accessorischen Kiemenhöhle sowie durch die Wurzel der Brustflosse, oben durch die Schwimmblasenkapsel und nach oben und unten von der dorsalen resp. ventralen Portion des Seitenmuskels begrenzt werden. Leber- wie Nierenlappen sind mit Leber und Niere durch einen dünnen Stiel verbunden (M. Weber).

Eine ähnliche subcutane Lagerung eines Theiles der Niere findet sich auch bei Arius cous (Euclyptosternum coum [L.] Günther). Von der Leber

[1]) Amphioxus und den Cyclostomen fehlt eine Schwimmblase gänzlich, und ob bei Selachiern ein kleines Divertikel der dorsalen Schlundwand als Andeutung einer solchen betrachtet werden darf, steht noch dahin.

Entgegen den Teleostiern und Lepidosteus erhält die Schwimmblase von Amia und Polypterus im Gegensatz zu allen übrigen Eingeweiden ihr arterielles Blut direct aus dem letzten Kiemenbogen. Die Venen („Lungenvenen" der Autoren) münden zwar noch in die Körpervenen, jedoch erst, nachdem sie in einen gemeinsamen Stamm vereint sind. Von hier aus ist der Sprung zu den Verhältnissen der Dipnoër, wo die Lungenvene direct in den Vorhof mündet, nicht mehr weit.

ist ein gleichartiges oder ähnliches Vorkommen vom Genus Plotosus bekannt geworden. Auch bei Heterobranchus isopterus weisen Leber und Niere bezüglich ihrer Lagerung dieselbe Eigenthümlichkeit auf; man sieht aber die Bedeutung hier so wenig ein, wie dort.

Die Einrichtung, dass der laterale Theil der Schwimmblase in der beschriebenen Weise die Bauchhöhle verlässt und subcutan zu liegen kommt, ist von verschiedenen Siluroiden bekannt und kann wohl als essentieller Theil des WEBER'schen Apparates nicht anders als im Sinne eines, die atmosphärischen Druckschwankungen percipirenden, d. h. eines barometrischen Apparates gedeutet werden (SAGEMEHL, WEBER).

2) Die Lungen.

Die Lungen entwickeln sich an der hinteren Grenze jener taschenförmigen Ausstülpungen, die wir schon früher als Kiemen- oder Schlundspalten kennen gelernt haben.

Der Vorderarm geht bei der ersten Anlage der Lunge, unmittelbar über dem fünften resp. sechsten Aortenbogen, in eine seitlich comprimirte Gestalt über und wird durch eine von rechts und links her einspringende Längsfalte in eine dorsale und ventrale Parthie getheilt. Letztere treibt am hinteren (caudalen) Ende eine sackförmige, unpaare Ausstülpung hervor, welche anfangs noch durch eine weite Mündung mit dem Darmlumen in Verbindung steht.

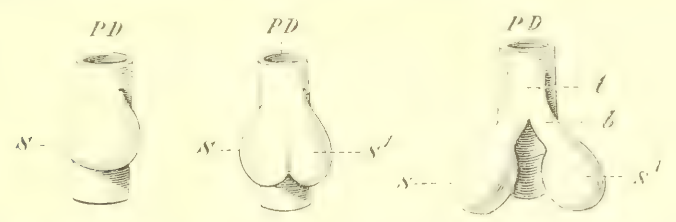


Fig. 292. A, B, C. Schematische Darstellung der Lungenentwicklung. *PD* Primitives Darmrohr, *S*, *S*¹ das anfangs unpaare, später aber paarig werdende Lungensäckchen, *t* Trachea, *b* Bronchus.

Bald zerfällt dieses primitive Lungensäckchen durch eine Längsfurche in zwei Seitenhälften, welche in der Richtung von unten nach oben, d. h. oralwärts, immer freier werden und sich vom Darmrohr immer mehr emancipiren (Fig. 292 **A, B, C**). In einem weiteren Entwicklungsstadium kann man nun jederseits einen eigentlichen **Lungensack** sowie ein röhrenförmiges Ansatzstück, den primitiven **Bronchus**, unterscheiden; beide Bronchen zusammen münden in die noch kurze **Trachea** (Luftröhre). Am oberen Ende derselben, d. h. an der Abgangsstelle des gesammten Tractus respiratorius vom primitiven Darmrohr, entwickelt sich der **Larynx** (Kehlkopf).

Daraus erhellt, dass der eigentliche Lungensack als das phyletisch ältere Gebilde, dagegen Bronchen, Trachea und der Kehlkopf als spätere Erwerbungen zu betrachten sind. Dieser Satz erhält auch durch die vergleichende Anatomie seine Bestätigung.

An dieser Entstehungsweise der Lunge sind beide Blätter des Darmcanales, d. h. das Mesoderm und das Entoderm, betheiligt;

letzteres aber spielt in den ersten Entwicklungsstadien weitaus die Hauptrolle und ist als das treibende formative Princip zu betrachten. Es erzeugt hohle Aussackungen und Knospen, welche in das umgebende, reich vascularisirte, Muskeln und Bindesubstanz führende, mesodermale Gewebe hineinwuchern und unter immer fortdauernder Abschnürung ein ganzes Bäumchen von hohlen Canälen, d. h. Bronchen II. III. etc. Ordnung, mit kolbig angeschwollenen Enden (Infundibula und Alveolen) erzeugen.

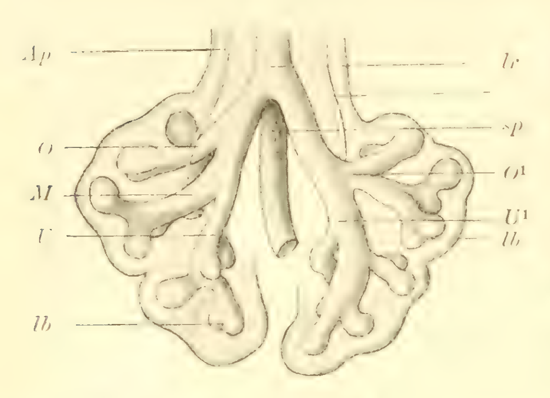


Fig. 293. Constructionsbild der Lungenanlage von einem älteren menschlichen Embryo, nach W. His. Vergr. 50fach. *Ap* Arteria pulmonalis, *lr* Luftröhre, *sp* Speiseröhre, *lb* Lungenbläschen in Theilung. *O* rechter oberer Lungenlappen mit zuführendem, eparteriellem Bronchus, *M*, *U* rechter mittlerer und unterer Lungenlappen, *O*[1] linker oberer Lungenlappen mit zuführendem hyparteriellem Bronchus, *U*[1] linker unterer Lungenlappen.

Das die Binnenräume der Bronchen auskleidende Epithel ist mit Cilien besetzt.

Auf diese Weise kommt es — und dies gilt namentlich für die höheren Vertebraten — zu einer starken Vergrösserung der Athmungsfläche, d. h. zu einer Steigerung der physiologischen Leistungsfähigkeit des Organes. Der in der aufsteigenden Thierreihe hierin sich aussprechende Fortschritt findet eine Parallele in der Ontogenese, und dies gilt auch für den da und dort zu beobachtenden Zerfall der Lunge in **Lappen** (Lobi), welch letztere stets als secundäre, wenn auch ontogenetisch oft sehr früh auftretende, Erwerbungen zu betrachten sind.

Im Folgenden werde ich nun die Luftwege, d. h. also Larynx, Trachea und Bronchus, und die eigentliche Lunge getrennt besprechen.

Luftwege.

Die Wandungen der Luftwege bestehen entweder nur aus Bindegewebe, Muskel- und elastischen Fasern, oder es handelt sich — und dies kann im Allgemeinen als die Regel gelten — auch um Knorpelelemente, d. h. um ein Stützskelet, welches durch seine Elasticität für ein Offenbleiben des gesammten Canalsystems sorgt. Am Kehlkopf gelangen die Knorpeltheile zu kräftigerer Entwicklung und stellen hier einen Rahmen dar, in welchem schwingende Membranen, die **Stimmbänder (Ligamenta vocalia)**, ausgespannt sind.

Die Länge der Luftwege steht in der Regel im Verhältniss zur Länge des Halses, doch kann dieser Satz, wie gewisse Ichthyoden und Derotremen, die Gymnophionen und manche Reptilien beweisen, zuweilen eine Einschränkung erfahren. Hier wie dort spielen die Wachsthumsverhältnisse, beziehungsweise die von ihrem Entstehungspunkt aus sich caudalwärts verschiebenden Lungen die Hauptrolle.

Kehlkopf.

Bei **Dipnoërn** entwickelt sich am Kehlkopf noch kein Hyalinknorpel, dagegen tritt bereits ein starker radiär gefaserter Muskel auf, der aus der Pharynx-Muskulatur heraus differenzirt zu denken ist, und der als Dilatator wirkt. An Stelle eines fehlenden Sphincters fungirt eine aus elastischen Fasern gebildete Ringfalte. Durch den Schlitz geräth man in einen kurzen, sackartigen, unpaaren Raum, und von diesem aus in die Lungen. Eine eigentliche Luftröhre ist also nicht vorhanden, und dies gilt ebenso gut für die meisten **Amphibien**, wie z. B. für **Proteus**. Allein hier macht sich insofern schon ein Fortschritt bemerklich, als ein kleiner, paariger Knorpel in die Erscheinung getreten ist, von dem später noch weiter die Rede sein wird.

Von den **Amphibien** an lassen sich am Kehlkopf zwei Muskelgruppen unterscheiden. Die eine erstreckt sich zwischen dem Kehlkopfgerüste und den benachbarten Skelettheilen, die andere ist auf den Kehlkopf beschränkt. In Anbetracht der später noch genauer zu begründenden Thatsache, dass das laryngeale Knorpelgerüst auf Grundlage visceraler Bogenelemente entwickelt zu denken ist, liegt der Gedanke sehr nahe, auch die laryngeale Muskulatur zum grossen Theil von branchialen Muskeln abzuleiten. Die Berechtigung hierzu erhellt auch aus der gemeinsamen Nervenquelle (N. vagus).

Die auf den Kehlkopf selbst beschränkte Muskelgruppe besteht in der ganzen Wirbelthierreihe, von den Amphibien an bis zu den Säugern, aus einem Erweiterer und einem oder mehreren Verengerern der Stimmritze.

Das phyletisch älteste Knorpelelement des Kehlkopfes ist, wie ich dies auch heute noch ausdrücklich betone, die sogenannte Cartilago arytaenoidea oder der Giessbeckenknorpel. Ich halte diesen Satz C. Gegenbaur gegenüber aufrecht, selbst wenn es sich, was ich überaus noch keineswegs für ausgemacht halte, bestätigen sollte, dass es sich bei der Entwicklung jenes Knorpelpaares stets um eine secundäre, erst unter der (phyletischen) Einwirkung von Muskeln erfolgende Abgliederung vom Vorderende der so benannten Cartilago lateralis handelt. Dieser von Henle so benannte Knorpel stellt nämlich bei Proteus und Salamanderlarven einen noch ganz einheitlichen, die Glottis und den Zugang zur Lunge begrenzenden flachen Streifen dar. Bei erwachsenen Exemplaren von Salamandra dagegen höhlt er sich rinnenartig aus und erfährt die mannigfachsten Differenzirungen (Einkerbungen, Abschnürungen etc.), immer aber — und das ist für mich der springende Punkt — tritt das vorderste Ende, mag es nun selbstständig oder erst durch Abspaltung entstehen, zuerst in die Erscheinung, d. h. stets nimmt von diesem, der Cartilago arytaenoidea entsprechenden Abschnitt aus, der Verknorpelungsprocess seinen Anfang.

Auch in einem zweiten Punkte kann ich mich mit den Ausführungen Gegenbaur's nicht einverstanden erklären; derselbe betrifft die langgestreckte, von zahlreichen Knorpelelementen gestützte Trachea von Siren lacertina, Amphiuma und den Gymnophionen, wie ich sie bereits in der ersten Auflage meines Lehrbuches beschrieben und z. Th. abgebildet habe. Gegenbaur fasst alle die zahlreichen Trachealknorpel als durch eine Auflösung des oben schon geschilderten

Seitenknorpels der Salamandrinen entstanden auf. Da nun aber der Seitenknorpel, wie ich später zeigen werde, von GEGENBAUR phylogenetisch auf branchiale Skelettheile zurückgeführt wird, so geräth man dadurch in die missliche Lage, das ganze tracheale und bronchiale Knorpelgerüst nicht nur jener Amphibien, sondern auch aller Amnioten auf Visceralbögen zurückführen zu müssen. — Hierin besitzen wir noch keinen befriedigenden Einblick, und das viel umworbene Kiemenskelet versagt auch diesmal seine Rolle als Deus ex machina.

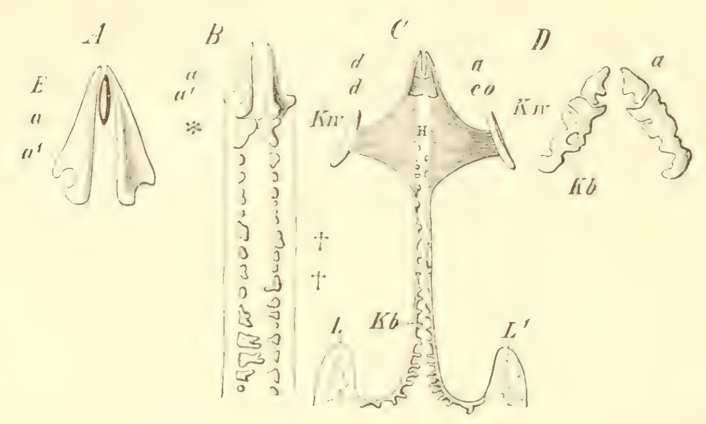


Fig. 294. Kehlkopf und Trachealgerüste von Urodelen. **A** von Menobranchus, **B** von Siren lac., **C** von Amphiuma, **D** von Salamandra mac. *a* Die den Aditus ad laryngem (*E*) seitlich begrenzenden Knorpelplättchen, a^1 Muskelleiste an ihrem medialen Rand, * Knorpel, die als Vorläufer der Cartilago cricoidea der höheren Wirbelthiere zu betrachten sind, † † Knorpelsplitterchen in der Trachea von Siren, die bei Amphiuma und Salamandra zu Knorpelbändern (*Kb*) vereinigt sind. K^{IV} vierter Kiemenbogen, von welchem der Dilatator tracheae (*d*) entspringt. Dieser fliesst von beiden Seiten her in der Trachealwand zu einer aponeurotischen Haut (*H*) zusammen und strahlt mit seinen vordersten (das vordere *d* in Fig. **C**) an den Knorpel *a* aus, sodass er auch als Dilatator laryngis fungirt, *co* M. constrictor laryngis, *L*, L^1 Lungen.

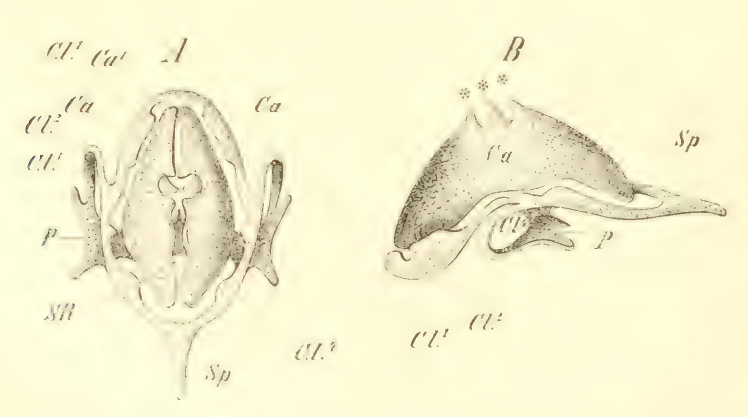


Fig. 295. Knorpeliges Kehlkopfgerüste von Rana esculenta. **A** von oben, **B** von der Seite gesehen. *Ca*, *Ca* Cartilago arytaenoidea, *Cl.*, $Cl.^1$—$Cl.^4$ Cartilago cricoidea. *Sp* Spiessartiger Fortsatz der letzteren. *p* Plattenartige Ausbreitung des ventralen Theiles der Cartilago cricoidea. *SR* Stimmritze. * * * Drei zahnartige Protuberanzen an den Aryknorpeln.

Die noch primitiven Verhältnisse der Urodelen ändern sich bei **Anuren**, wo es zur Differenzirung eines relativ hoch entwickelten Kehlkopfes, einer eigentlichen **Stimmlade**, kommt. Dieselbe steht unter der Herrschaft einer starken und reich entwickelten Muskulatur, und da schwingende Membranen hinzutreten, so kann man hier zum erstenmal von einer Stimme reden. Letztere erfährt durch die vom Boden der Mundhöhle sich ausstülpenden, vom M. mylohyoideus überzogenen Schallblasen (Resonatoren) noch eine wesentliche Verstärkung. Dieselben sind bald paarig (Rana), bald unpaar (Hyla).

Was das Knorpelgerüste anbelangt, so ist es bei Rana esculenta zwischen die hinteren Zungenbeinhörner wie in eine Gabel eingelassen. Man unterscheidet einen rechts und links vom Eingang liegenden, gleichsam aus zwei Schalenhälften gebildeten (Fig. 295 *Ca*), sowie einen unpaaren, ringförmigen, mit spangenartigen Fortsätzen je eine Lungenwurzel umgreifenden Knorpel (Fig. 295 Cl^1—Cl^4). Jener entspricht dem Stell- oder Giessbeckenknorpel (Cartilago arytaenoidea), dieser dem Ringknorpel (Cartilago cricoidea) der höheren Wirbelthiere. Beide sind durch straffes Bindegewebe miteinander verlöthet, und der erstere trägt an seiner medialen, concaven Fläche die oben genannten starken, schwingungsfähigen Stimmbänder.

Bei **Reptilien** kommt es zu immer vollkommeneren und solideren Trachealringen. Diese zeigen sich nun auch besser isolirt, und ähnlich verhalten sich auch die übrigen Amnioten[1]).

Der schon spurweise bei gewissen Urodelen (z. B. bei Siren) auftretende Ringknorpel (Cartilago cricoidea) prägt sich bei Reptilien viel schärfer aus und wird in vielen Fällen ein recht stattliches Stativ, auf welchem die beweglichen Ary- oder Stellknorpel angebracht sind.

Bezüglich der Entstehung des Cricoidknorpels aus einzelnen trachealen Ringknorpeln, die mehr oder weniger vollkommen miteinander zusammenfliessen können, bestehen bei Reptilien und Säugern die allergrössten Verschiedenheiten.

Was nun die Phylogenese der, wie wir gesehen haben, zum erstenmal bei urodelen Amphibien in die Erscheinung tretenden Cartilago lateralis anbelangt, so wäre dabei nach den Anschauungen Gegenbaur's und meines, unabhängig von Letzterem zu derselben Auffassung gelangten, früheren Schülers, Harris H. Wilder, an einen einstmals vorhandenen, und bei gewissen Fischen (Selachier, Ganoiden) und Dipnoërn jetzt noch als solcher fungirenden fünften Kiemenbogen zu denken. Eben der Umstand, dass z. B. bei Dipnoërn jenes Skeletstück noch als Kiemenbogen dient, schliesst hier nach den obengenannten Autoren ein Skelet der Luftwege aus. — Diese Lehre besitzt einen grossen Grad von Wahrscheinlichkeit, allein sie bedarf meiner Ueberzeugung nach mindestens eine Einschränkung,

[1]) Aehnlich wie bei Amphibien erstreckt sich das Knorpelgerüst der Luftwege auch bei vielen Reptilien höchstens noch auf den Anfang der Lungen nach rückwärts. Bei Crocodilen lassen sich bereits einige Knorpel innerhalb der Lunge nachweisen, und bei Schildkröten ist der ganze Stammbronchus mit Knorpelstücken besetzt, die in distaler Richtung an Umfang verlieren. Aehnlich verhalten sich die Vögel. Bei Säugethieren finden sich Knorpeltheile schon in den Seitenbronchien und deren Verzweigungen. Es lässt sich also in der ganzen Reihe von den Amphibien an ein allmählicher Fortschritt der Knorpelentfaltung constatiren (Gegenbaur).

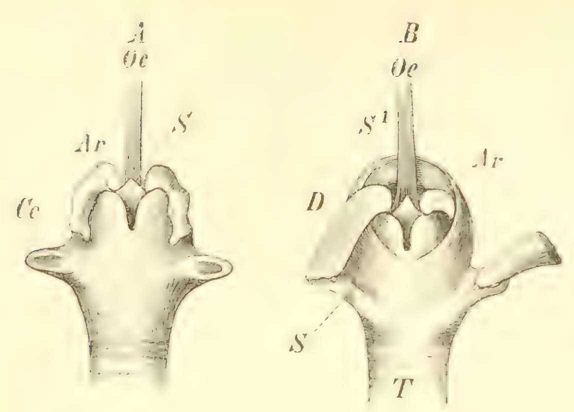


Fig. 296. Kehlkopf von Phyllodactylus europaeus. A Kehlkopfgerüste. B Muskulatur des Kehlkopfes. *Ar* Cartil. arytaenoidea, *Cc* Cartil. cricoidea, *S*, *S*¹ Sphincter, *D* Dilatator, *T* Trachea, *Oe* Os entoglossum.

und zwar insofern, als bei Gymnophionen- und gewissen Amblystomalarven jener Abschnitt eines fünften Kiemenbogens, beziehungsw. siebenten Visceralbogens, welcher einem Epibranchiale entspricht, ontogenetisch noch auftritt, um dann entweder (Gymnophionen) mit dem IV. Epibranchiale zusammenzufliessen, oder (Amblystoma) wieder ganz zu verschwinden. Daraus folgt, dass man bei der Stammesgeschichte des Bronchialskeletes jedenfalls nur auf den keratobranchialen Abschnitt des fünften Kiemenbogens recurriren darf.

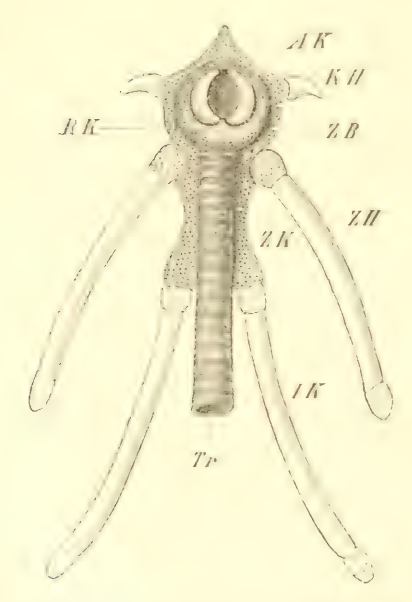


Fig. 297. Kehlkopf und Zungenbein-Kiemenbogenapparat von Emys europaea. *ZK* Zungenbeinkörper (Copula), der sich bei *ZB* verbreitert und den Ringknorpel *RK* sowie die Aryknorpel *AK* trägt, *KH* kleine Zungenbeinhörner, *ZH* grosse Zungenbeinhörner (Hyoide), *IK* erster Kiemenbogen, *Tr* Trachea.

Schon in der Ontogenese der Amphibien, viel deutlicher aber bei Reptilien, wo der Kehlkopf auf dem Zungenbein lagert, kann man, wie Gegenbaur sehr richtig bemerkt, eine an die Reduction des Kiemenskeletes geknüpfte, den Mechanismus der Athmung begünstigende Vorwärtswanderung des Kehlkopfs gegen den nasalen Luftweg constatiren.

Bei Chamaeleonten stülpt sich die Kehlkopfschleimhaut ventralwärts zu einem Beutel oder Kehlsack aus, welcher durch einen besonderen Mechanismus vorübergehend abgeschlossen werden kann. Ich werde darauf bei der Besprechung der Lungen zurückkommen.

Was die **Vögel** betrifft, so sind hier zwei Kehlköpfe zu unterscheiden, ein oberer und ein unterer. Ersterer liegt an der gewöhnlichen Stelle hinter der Zunge am Boden der Mundhöhle und ist selbstverständlich demjenigen der übrigen Vertebraten homolog, aber er ist keiner Lauterzeugung fähig. Er macht einen durchaus rudimentären Eindruck und dient nur als Eingangsöffnung für die Respirationsluft.

Von ungleich höherem Interesse ist der untere Kehlkopf (Syrinx), welcher gewöhnlich an der Uebergangsstelle der Trachea in die Bronchien, seltener am hinteren Ende der Trachea oder schon im Bereich der Bronchien selbst, gelegen ist. Er fungirt als Stimmorgan und ist als eine erst in der Reihe der Vögel gemachte Erwerbung aufzufassen.

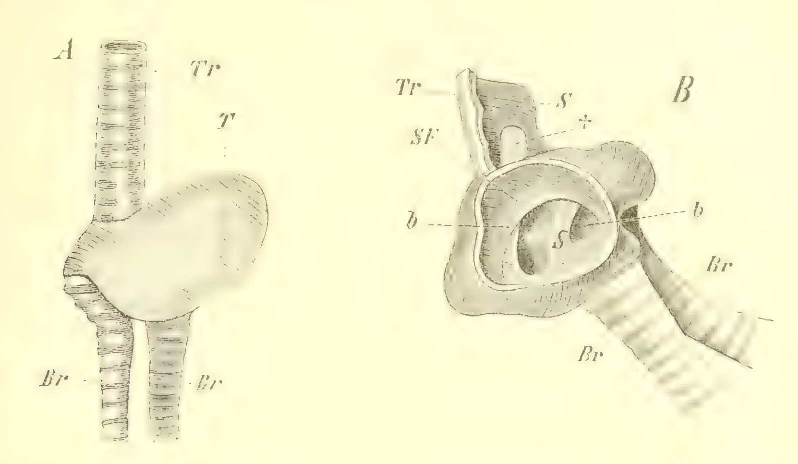


Fig. 298. Der untere Kehlkopf der männlichen Ente. **A** äussere, **B** innere Ansicht. *Tr* Trachea, *Br* Bronchus, *T* die sogenannte Trommel, *S* Steg, von welchem ein Seitenausläufer (*S* zwischen den *b b*) in die Trommelhöhle hineinragt. Dadurch wird deren Communicationsöffnung mit der Trachea in zwei Abschnitte (*b b*) zerfällt und ausserdem wird jene durch die ringförmige Schleimhautfalte *SF* sehr beschränkt, † dünne Stelle im Steg.

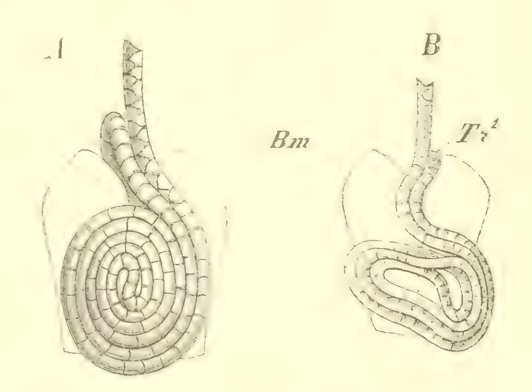


Fig. 299. Windungen der Trachea von Manucodia Keraudrenü. Nach Pavesi. *Tr* Die ausserhalb der Brustmuskeln (*BM*) aufgerollte Trachea, Tr^1 ihr in die Brusthöhle hinabsteigendes Endstück.

In dem oben zuerst namhaft gemachten, am häufigsten eintretenden Falle, d. h. bei einem Larynx broncho-trachealis, handelt es sich um eine bewegliche, unter der Herrschaft einer complicirten Muskulatur stehende Verbindung der obersten Bronchialringe und dadurch um Spannung resp. Entspannung von schwingungsfähigen Membranen (Membr. tympaniformis interna und externa). Auch das unterste, in ganz bestimmter Weise abgeänderte Ende der Trachea spielt dabei als sogenannte „Trommel" eine grosse Rolle. Letztere erreicht bei Wasservögeln, wie z. B. bei männlichen Enten, eine ganz excessive Entwicklung und wird zu einer als Resonanzapparat fungirenden Knochenblase.

Die Länge der Trachea wechselt bei Vögeln ausserordentlich, und ihre Knorpelringe zeigen eine grosse Geneigtheit zu verkalken. In manchen Fällen, wie beim Schwan und Kranich, kommt die Trachea z. Th. in die hohle Crista sterni zu liegen, worin sie mehr oder weniger Windungen beschreibt, um dann wieder dicht neben ihrer Eintrittsstelle aus dem Sternum heraus- und in die Brusthöhle hinabzusteigen. Bei gewissen Vertretern der Familie der Sturnidae schiebt sie sich, zahlreiche Spiralwindungen beschreibend, zwischen Haut- und Brustmuskeln hinein (Fig. 299).

Ich wende mich nun zum Kehlkopf der **Säuger**. Drei Punkte unterscheiden den Kehlkopf der Säuger von demjenigen aller übrigen Wirbelthiere: eine sehr reiche Differenzirung der Muskulatur,

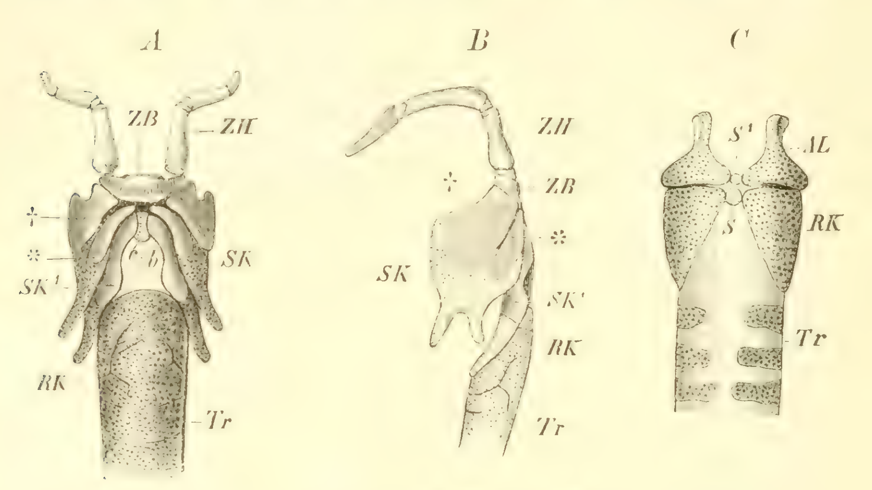


Fig. 300. Kehlkopf von Echidna. **A** ventrale, **B** seitliche, **C** dorsale Ansicht. *ZB* Zungenbeinkörper = Copula des II. und III. Visceralbogens, *ZH* kleine Zungenbeinhörner = II. Visceralbogen, *SK* Skeletstück, welches nach aussen und abwärts eine theilweise Spaltung in zwei Abschnitte erfährt. Der obere (†) entspricht dem grossen Zungenbeinhorn der höheren Säugethiere, d. h. dem III. Visceralbogen, der untere Abschnitt (*) bildet das obere Thyreoidelement, welches nach Dubois und Gegenbaur dem IV. Visceralbogen entsprechen soll. Das mit SK^1 bezeichnete untere Thyreoidelement entspräche dann dem V. Visceralbogen. Dieses Stück besitzt bei *c* in der Mittellinie eine Copula = Copula des V. Visceralbogens, *RK* Ringknorpel, in welchen dorsalwärts das Schaltstück *S* eingefügt ist. Ein ähnliches Knorpelkörperchen liegt zwischen den Giessbeckenknorpeln *AL*, *Tr* Trachea.

wobei die Constrictoren den Dilatatoren gegenüber an Zahl stets vorschlagen, das constante Auftreten eines Kehldeckels (Epiglottis) und ebenso eines eigentlichen Schildknorpels (Cartilago thyreoidea).

Das knorpelige Kehlkopfgerüste der Säugethiere entwickelt sich, wie dies beim Schädel bereits auch bezüglich des Hyoidapparates des Näheren erörtert wurde, zum grossen Theil auf Grundlage des Kiemenbogensystems. In Folge dessen kann man von einem Hyoid- und Thyreoidapparat reden.

Bei Monotremen (Fig. 300) stehen beide noch in innigstem Connex, worauf ich bereits vor 10 Jahren, in der I. Auflage meines Lehrbuches aufmerksam gemacht habe. Damals bemerkte ich wörtlich Folgendes: „Der paarige Schildknorpel grenzt nach oben an ein eben-

falls paariges, mit zwei Ossificationspunkten versehenes Spangensystem (*SK*, †*), das wohl nichts Anderes sein kann, als die grossen Zungenbeinhörner, die sich hier zu starken Platten verbreitert haben und so gewissermassen eine zweite Cartilago thyreoidea darstellen. Nach oben, innen, sowie nach unten sind sie tief eingeschnitten, sodass sie in zwei Paare von Hörnern auslaufen."

Meine damalige Schilderung illustrirte ich durch drei sehr genau gezeichnete Abbildungen, welche ich jetzt als Fig. 300 in unveränderter Form reproducire. Ich erwähne dies ausdrücklich, da s. Z. weder Dubois noch Gegenbaur in seiner neuesten grossen Epiglottisarbeit darauf Rücksicht zu nehmen für gut befunden haben, sondern mich nur, was den erstgenannten Autor anbelangt, mit einigen allgemein gehaltenen Bemerkungen abspeisen. Beiden aber musste mein Lehrbuch und der betreffende, den Stempel meiner eigenen Auffassung tragende Passus bekannt sein. Heute habe ich nur das daran zu ändern, dass ich, den beiden obgenannten Autoren folgend, die Möglichkeit zugebe, dass denjenigen Skeletstücken, welche ich früher in toto als die grossen Zungenbeinhörner betrachtete, noch ein, dem IV. Visceralbogen entstammendes (oberes) Thyreoidelement angeschlossen sein mag. Was ich damals als einziges Thyreoidstück aufgefasst hatte, wäre dann als untere Thyreoidplatte zu bezeichnen und würde dem V. Visceralbogen entsprechen.

Bei den über den Monotremen stehenden Säugern scheidet sich der hyoideale Theil in der Regel deutlich vom thyreoidealen, doch giebt es allmähliche Uebergänge (Loch- und Spaltbildungen zwischen beiden Abschnitten in der sonst einheitlichen Thyreoidplatte)[1]).

Was den Kehldeckel betrifft, so verdanken wir hierüber Gegenbaur sehr werthvolle, unser Wissen bedeutend erweiternde Nachrichten, welche ich im Folgenden kurz zusammenfassen werde.

Bei Säugern ist die Bedeutung der Epiglottis an die Entstehung des weichen Gaumens (Velum) geknüpft. Ein weicher Gaumen tritt zum erstenmal in der Vertebratenreihe bei Säugern auf und bringt zugleich im Anschluss an die mehr verticale Stellung der hinteren Nasenöffnungen (Choanen) ein Cavum pharyngo-nasale zur schärferen Ausbildung. Indem die Epiglottis gegen den weichen Gaumen emportritt, trennt sie die Communication der Mundhöhle mit dem Pharynx in zwei seitliche Abschnitte und bringt dabei zugleich den Kehlkopfeingang mit dem Cavum pharyngo-nasale in nähere Beziehung, welche übrigens manchen Modificationen unterworfen ist. Es handelt sich dabei in erster Linie um Beziehungen zur Athmung und zweitens zur Ernährung. Die Bildung des weichen Gaumens, der Choanen, des Cavum pharyngonasale und der Epiglottis stehen somit im allerengsten Zusammenhang. In erster Linie kommt dabei die Entwicklung des M. palato-pharyngeus in Betracht, woraus eine nach hinten und dorsalwärts greifende, die Pharyngo-Nasaltasche umschliessende Muskelzwinge resultirt. Die Pharyngo-Nasaltasche, in welche die Epiglottis eingelagert erscheint[2]), communicirt nur median

---

[1]) Selbst beim Menschen erhält sich, worauf Gegenbaur mit Recht hinweist, noch eine Verbindung in Form des Corpusculum triticeum; auch die mannigfach sich gestaltenden „grossen Hörner" des Thyreoidknorpels gehören hierher.

[2]) Dabei ist aber die Möglichkeit, dass der Pharynx mit seiner Tasche, wie auch der Kehlkopf, durch die ihnen zugetheilte Muskulatur in ihren gegenseitigen Lage-

durch eine Spalte mit dem Larynx. So, wie eben geschildert, liegen die Verhältnisse bei den Marsupialiern, allein auch bei Placentaliern (Nager, Insectivoren, Carnivoren, Camelidae, Elephanten, Cetaceen) findet sich noch in vielen Fällen der Abschluss des Cavum pharyngo-nasale durch jene, häufig noch stärker sich entfaltende Muskelzwinge, welche vom Velum zur Pharynxwand zieht und den Kehlkopfeingang umfasst.

Ob jene Lagebeziehungen der Epiglottis zum oberen Pharyngealraum bezw. zu den Choanen, wie Gegenbaur will, in Verbindung zu bringen sind mit der Nahrungsaufnahme und mit der Bewältigung derselben durch die in der Mundhöhle der Monotremen entwickelten Horngebilde (Reibplatte der Zunge etc.), mag dahingestellt bleiben. Dasselbe gilt für die langsame Nahrungsbewältigung durch den molaren Abschnitt des Gebisses bei Marsupialiern und Placentaliern, wodurch nach der Meinung Gegenbaur's jene vortheilhafte Einrichtung noch theilweise bestehen und da und dort sogar zu hoher Ausbildung gelangen konnte.

Was nun die Beziehungen der Epiglottis zum Kehlkopf, bezw. zu den Aryknorpeln betrifft, so sind sie sehr verschiedene. Von den Marsupialiern an macht sich seitens der Epiglottis das Bestreben geltend, sich dem Kehlkopf anzupassen, indem ihre durch Schleimhautfalten gebildeten Ränder sich immer mehr mit den Aryknorpeln als Plicae ary-epiglotticae verbinden. Gleichzeitig kommt es zu einer Verbindung mit dem Schildknorpel.

Alles dies führt zu einem einheitlichen Abschlusse des Aditus laryngis und gestaltet denselben zu einem in den Pharynxraum vorspringenden Rohr, welches dadurch für das Umfasstwerden vom Ostium pharyngo-nasale in günstigere Bedingungen gelangt. Der Luftweg wird damit vervollkommnet, und die Epiglottis behütet dessen Bahn („Kehldeckel").

Jene Anpassung an den Kehlkopf zeigt die Epiglottis bei den Monotremen noch nicht, sie steht ihm hier noch fremder gegenüber, stellt nur eine Stütze für den weichen Gaumen, das Velum, dar und sorgt für die Sicherung der Luftwege. Sie zeigt hier an ihrer Basis einen paarigen Charakter, und auch bei Placentaliern trifft man da und dort (Nager) auf ein ähnliches Verhalten.

Der Knorpel der Epiglottis ist phylogenetisch aus einem hyalinen Zustande hervorgegangen und hat erst bei den ächten Mammalia die Modification in elasischen Knorpel erworben, während er, wie ich schon vor Jahren betont habe, bei den promammalen Monotremen den primitiven Gewebszustand auch beim ausgewachsenen Thiere beibehält. Er nimmt seine Entstehung nicht von der Schleimhaut aus, und stellt ein selbständiges, ursprünglich paarig sich anlegendes Skeletgebilde dar, dessen Phylogenese noch keineswegs klarliegt. Seine Entstehung aus einem Kiemenskelettheile stellt Gegenbaur als ein „neues Problem" dar, verfehlt aber nicht, auf die Schwierigkeit der Lösung desselben hinzuweisen. Vielleicht, meint jener Autor, wäre dabei an den IV. Kiemenbogen der Amphibien, als an einen Vorläufer des Epiglottisknorpels zu denken. Sichere Anschlüsse an die unterhalb der Monotremen stehenden Wirbelthiere existiren vorläufig nicht, sodass die bei Dipnoërn und Amphibien bestehen-

---

beziehungen veränderlich sind, dass also die Lage der Epiglottis in der Pharynxtasche temporär aufgegeben werden kann, nicht aus dem Auge zu verlieren.

den Einrichtungen nur mit grosser Vorsicht in jener Beziehung zu beurtheilen sind.

Ueber den Stimmbändern, welche sich zwischen dem Schild- und den Giessbeckenknorpeln ausspannen, buchtet sich die Schleimhaut taschenartig zu den sogenannten Ventriculi Morgagni aus. Diese können bei Anthropoiden und auch bei gewissen anderen Affen eine

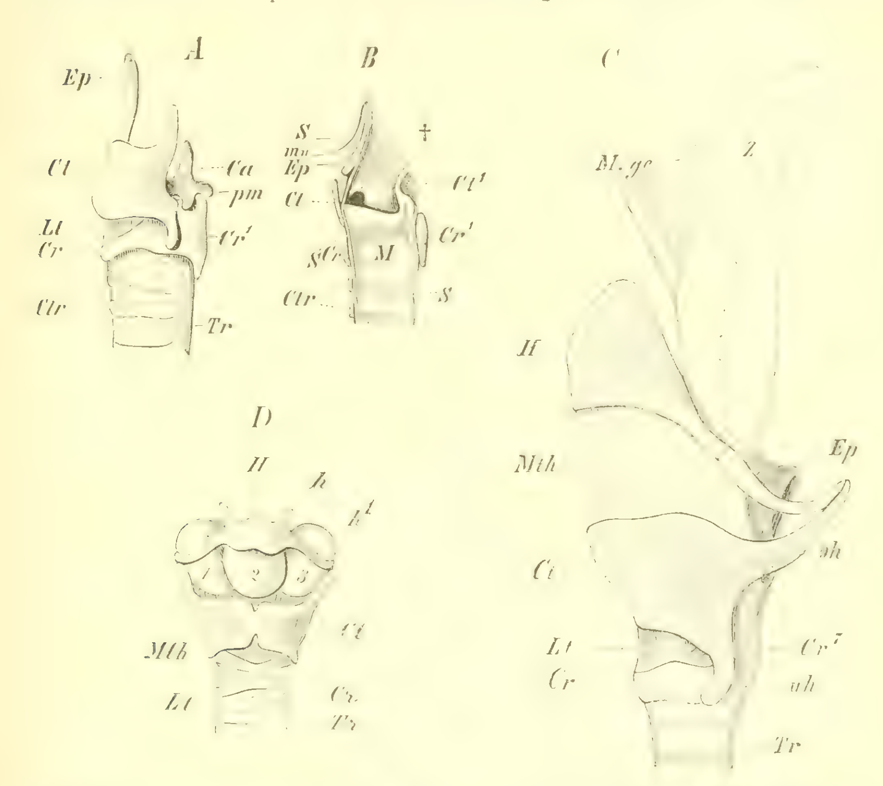


Fig. 300 A. Kehlköpfe von verschiedenen Säugethieren. **A** Kehlkopf vom Reh, von der linken Seite gesehen, **B** Längsschnitt durch den Kehlkopf des Fuchses, **C** Kehlkopf des Brüllaffen (Mycetes ursinus) von der linken Seite gesehen, **D** Kehlkopf von Simia troglodytes, von vorne gesehen (Ventralfläche). *Tr* Trachea, *Ctr* knorpelige Trachealringe, *S* Schleimhaut der Trachea und der Zunge, *Cr* vordere, Cr^1 hintere, zur Platte erhobene Spange des Ringknorpels, *Ct*, Ct^1 Cartilago thyreoidea, *oh*, *uh* obere und untere Hörner derselben, *Ca* Cartilago arytaenoidea, *pm* Processus muscularis derselben, *Ep* Epiglottis, *H* Zungenbeinkörper, *h* kleine, h^1 grosse Zungenbeinhörner, *Lt* Ligamentum crico-thyreoideum, *Mth* Ligamentum thyreo-hyoideum, *M* Morgagni'sche Tasche, welche bei † eine starke Aussackung besitzt, 1, 2, 3 die drei Schallblasen von Simia troglodytes, *mu* submucöses Gewebe mit Muskeln, *M.ge* Musc. genioglossus, *Z* Zunge.

so beträchtliche Ausdehnung erfahren, dass sie als Schall- oder Resonanzblasen fungiren und theilweise in den zu einer grossen Knochenblase sich umwandelnden Zungenbeinkörper zu liegen kommen (Fig. 300 *A*, *D*, 1, 2, 3)[1].

[1]) Der Ringknorpel kann vorne offen oder rings geschlossen sein; seine hintere (dorsale) Parthie erhebt sich häufig zu einer hohen Platte, auf der die Aryknorpel

Die die MORGAGNI'schen Taschen von oben her begrenzenden Schleimhautfalten werden als falsche Stimmbänder bezeichnet und kommen nicht allen Säugern zu.

Die Lungen im engeren Sinne.

Dipnoër.

Während die Lungen von Ceratodus zu einem unpaaren weiten Sack, ohne Spur eines trennenden Septums, zusammenfliessen, gilt dies bei den übrigen Dipnoërn nur für den vordersten Abschnitt derselben[1]); gleich dahinter bleiben sie voneinander getrennt.

Nur an ihrer Ventralfläche vom Bauchfell überzogen, erstrecken sie sich durch die ganze Leibeshöhle und besitzen, ganz ähnlich wie manche Schwimmblasen (Lepidosteus), eine zu Leisten und Netzen erhobene Mucosa.

Amphibien.

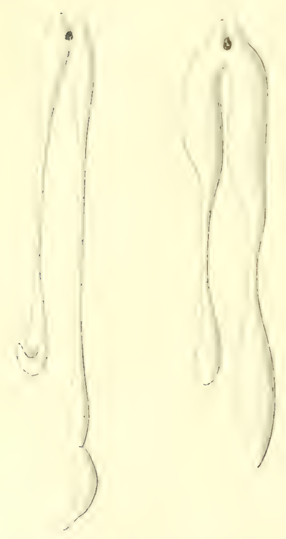


Fig. 301. Lungen von Proteus (A) und Menobranchus (B). Vorne an dem schwarzen Punkt liegt der Eingang.

Die Lungen von Menobranchus und Proteus stehen auf niedrigerer Entwicklungsstufe, als diejenige der Dipnoër, insofern ihre Innenfläche absolut glatt ist, also eine viel geringere Oberflächenvergrösserung erkennen lässt. Es handelt sich um zwei schlanke, in ihrem Mittelstück eingeschnürte, ungleich lange Säcke, welche sich bei Proteus viel weiter nach hinten erstrecken, als bei Menobranchus. Solche Längenunterschiede finden sich auch bei anderen Amphibien, wie bei Amphiuma, wo die beiden runden, cylindrischen Lungenschläuche — und dies gilt auch für Siren lacertina — dicht nebeneinander liegen und mit der Aorta enge verlöthet sind. Die Lungeninnenfläche ist hier zu einem der Gefässvertheilung entsprechenden Netzwerk erhoben, welches übrigens bei Amphiuma und namentlich bei Menopoma eine ungleich feinere Maschenstructur zeigt, als bei Siren.

Bei Salamandrinen stellen die Lungen in der Regel gleichmässige, bis zum Ende des Magens reichende, cylindrische Schläuche

---

artikuliren (Fig. 300 A *Cr*, *Cr*[1], *Ca*). Letztere wachsen oft an ihrem oberen Ende weit aus und schnüren sich wohl auch in eine Cartilago Santoriniana ab. Ein weiterer, discreter Knorpel (Cartilago Wrisbergiana) findet sich zuweilen in der Plica ary-epiglottica. Beide Knorpel bilden sich im submucösen Gewebe. Nach D'ARCY THOMPSON wäre die Cartilago Santoriniana und Wrisbergiana aus einem ursprünglich einheitlichen Knorpel, wie er heute noch in der Plica ary-epiglottica der Cetaceen zu sehen ist, hervorgegangen („Cartilago supraarytaenoidea").

Interessante Mittheilungen über den dem Quadrumanentypus sich nähernden Kehlkopf der Negerrasse veröffentlichte GIACOMINI. Sie beziehen sich hauptsächlich auf die Stellung der Stimmbänder und die Ventriculi Morgagni.

[1]) Dieser vorderste unpaare Abschnitt ist von zahlreichen, von der Wand einspringenden Trabekeln durchwachsen, wodurch ein spongiöses Aussehen und eine Vergrösserung der Respirationsfläche entsteht.

dar mit einer mehr oder weniger glatten Innenfläche. Dieselbe Form besitzt auch die Gymnophionenlunge; allein nur die rechte kommt zu vollständiger Entwicklung und zeigt im Innern ein reiches Balkennetz; die linke ist nur einige Millimeter lang, ein Verhalten, das auch bei den Schlangen zu beobachten ist und das hier wie dort mit der lang gestreckten Leibesform zusammenhängt.

Ganz symmetrisch gestaltet sind die weiten, zu elliptischen Blasen ausgedehnten Lungen der Anuren. Ihre z. Th. mit Flimmerepithel überzogene Innenfläche erhebt sich zu einem sehr reichen respiratorischen Balkennetz, und in den Wänden finden sich zahlreiche glatte Muskelfasern.

Reptilien.

Bei Reptilien, wie überall, richtet sich die Form der Lunge im Allgemeinen nach derjenigen des Körpers, ihre Architektur erreicht aber bei den höheren Typen, wie bei Cheloniern und Crocodiliern eine viel feinere Ausbildung, als bei Amphibien. Diese findet ihren Ausdruck in einer ungemeinen Vergrösserung der Respirationsfläche, und dementsprechend haben wir es hier, abgesehen von der noch ein sehr primitives Verhalten zeigenden, dünnwandigen Lacertilierlunge, nicht mehr mit einem weiten, centralen Hohlraum zu thun, sondern finden das Organ von einem fein verästelten Bronchialsystem durchwachsen, sodass ein röhriges und maschiges, badeschwammartiges Gefüge entsteht[1]). Der Schlüssel zum Verständnisse desselben ist in der Lunge der Chamaeleoniden zu suchen.

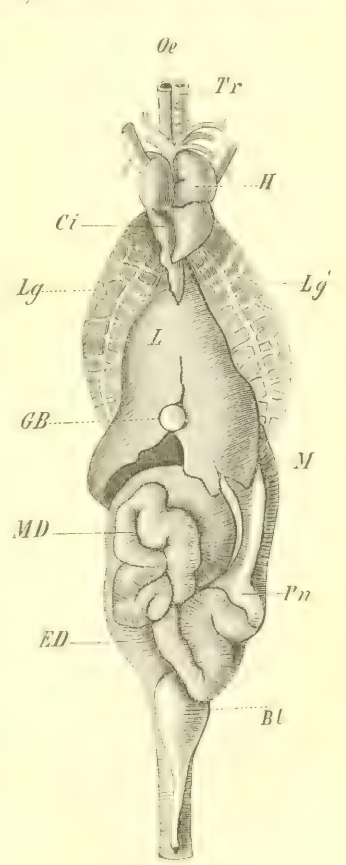


Fig. 302. Situs viscerum von Lacerta agilis. *Oe* Oesophagus, *M* Magen, *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *L* Leber, *GB* Gallenblase, *Pn* Pankreas, *Bl* Harnblase, *Lg* *Lg*[1] die beiden Lungen mit ihrem Gefässnetz, *H* Herz, *Ci* Vena cava inferior, *Tr* Trachea.

Ein sehr eigenthümliches Verhalten zeigt die Lunge von Chamaeleo. In ihrem vorderen Abschnitt ist sie durch einige Septa in drei Räume abgekammert, wovon sich jeder in den zuführenden Bronchus öffnet. Nach hinten zu wird das Lumen wieder einheitlich, und zugleich stülpt sich der hintere sowie der grösste Theil des ventralen Lungenrandes in längere und kürzere, z. Th. bis zur Beckengegend reichende, dünnwandige Fortsätze aus, welche eine faden-, spindel-, keulen- oder auch lappenförmige Con-

[1]) Die Mitte hält die Ophidierlunge, insofern sich hier trotz des von der Peripherie einspringenden feinmaschigen Gewebes noch ein spaltförmiger, centraler Hohlraum erhält. Wie oben schon angedeutet, kommt, dem angen schlanken Leib entsprechend, bei Schlangen und Amphisbänen in der Regel nur die rechte Lunge zu vollständiger Entwicklung, während die linke rudimentär erscheint oder ganz schwindet.

figuration besitzen. Dadurch erscheinen Verhältnisse angebahnt, welche wir in der Architektur der Vogellunge zur höchsten Entwicklung kommen sehen (Fig. 303). Während aber hier die Fortsätze der Lunge zur Pneumatisation des Skeletes in Beziehung stehen, dienen sie bei Cha-

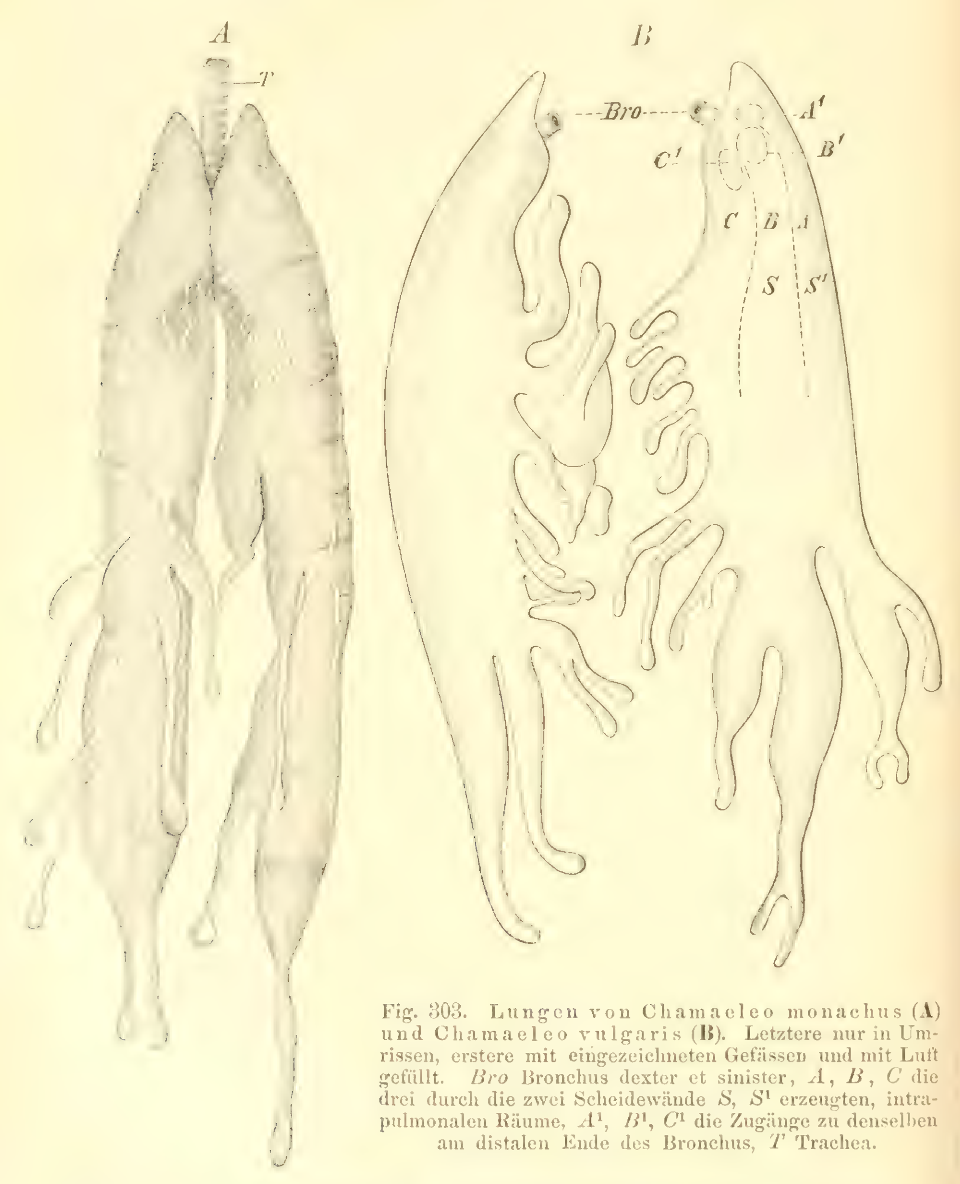


Fig. 303. Lungen von Chamaeleo monachus (**A**) und Chamaeleo vulgaris (**B**). Letztere nur in Umrissen, erstere mit eingezeichneten Gefässen und mit Luft gefüllt. *Bro* Bronchus dexter et sinister, A, B, C die drei durch die zwei Scheidewände S, S^1 erzeugten, intrapulmonalen Räume, A^1, B^1, C^1 die Zugänge zu denselben am distalen Ende des Bronchus, T Trachea.

maeleoniden zum Aufblähen des Körpers im Affect. Dieses Schreckmittel — denn um ein solches handelt es sich offenbar — wird noch unterstützt durch den oben erwähnten Kehlsack, mittelst dessen die Luft bei der Ausathmung unter starkem Zischen hervorgestossen werden kann (WIEDERSHEIM).

Die oben erwähnten Scheidewände sind ganz regelmässig und beruhen auf den Gefässverhältnissen. Die grossen Blutbahnen grundiren nämlich gewissermassen die Lungenarchitektur in ihren Hauptzügen vor, d. h. sie sind das bestimmende Moment für die Anlage des bei **Chamaeleoniden** zum erstenmal in die Erscheinung tretenden intrapulmonalen (bronchialen) Röhrensystems, welches in der aufsteigenden Thierreihe weiterhin eine so hohe Ausbildung erfährt. Das Primäre sind also die Blutbahnen, zu welchen dann, wie das durch das baumartig aussprossende Bronchusende bewiesen wird, stützende Knorpelelemente erst secundär hinzutreten. (Vergl. meine Schrift über den Respirationsapparat der Chamaeleoniden.)

Lungen und Luftsäcke der
Vögel.

In jeder Lunge unterscheidet man einen Hauptbronchus (primärer Bronchus), welcher von seinem Eintritt an nahe der ventralen Lungenoberfläche bis zur hintersten Grenze des ganzen Organs verläuft. In der Nähe seines Endes entspringt von ihm ein ebenfalls ventral verlaufender Seitenbronchus, welcher sich bis zum äusseren Lungenrand erstreckt. Ausserdem gehen von dem Anfangsstück des Hauptbronchus noch sechs weitere Seitenbronchi ab, welche gleichfalls die ventrale und z. Th. auch die mediale Lungenparthie in Beschlag nehmen (Bronchi divergentes, s. ventrales superficiales).

Dorsalwärts von diesen Bronchi divergentes existirt noch eine grössere (wechselnde) Zahl von Bronchen, welche in einer doppelten Längsreihe an der Hinterseite des Hauptbronchus entspringen und sich namentlich in den dorsalen Lungenparthien verbreiten.

Sowohl aus den Bronchi divergentes, als auch aus den Bronchi dorsales entspringen zahlreiche Bronchien dritter Ordnung, die sogenannten Lungenpfeifen (Parabronchia, Huxley), welche schaarenweise parallel nebeneinander laufen und vielfach in offener, anastomotischer Verbindung miteinander stehen. Die Hauptmasse ihrer Wand bildet das eigentliche respiratorische Parenchym der Lunge und ist im Wesentlichen nichts Anderes als ein dichtes, regelmässiges, nach drei Dimensionen ausgebreitetes Capillarnetz, zwischen dessen Balken ein ebenfalls netzförmiges Luftcanalsystem Platz findet (intercapillare Luftbahnen). Die Arterien- und Venenstämmchen verlaufen peripher zwischen den benachbarten Lungenpfeifen, doch hängen letztere mit ihrem Parenchym seitlich zusammen. Nach dem Lumen des Parabronchus hin stellen sich die Luftbahnen mehr und mehr radiär und bilden, indem sie gruppenweise sich vereinigen, trichterförmig sich erweiternde Gänge, welche in das axiale Lumen der Lungenpfeifen einmünden (H. Strasser).

Die sie trennenden Septen springen als Netzfalten (mit glatten Muskelfasern) ins Lumen des Parabronchus vor. Auch grössere Ringfalten können auftreten. Im Allgemeinen sind die Blutcapillaren des Parenchyms fast nackt und ringsum von Luft umspült[1]).

[1]) Es ist wahrscheinlich, dass in Folge der respiratorischen Formveränderungen

Was nun die **Luftsäcke** der Vogellunge betrifft, so entstehen sie in früher embryonaler Zeit als zartwandige, hohle Aussackungen des Lungenbläschens, welche sehr rasch heranwachsen und die eigentliche Lunge an Volum bald weit übertreffen, sodass sie sämmtliche Eingeweide der Brust und des Bauches umgeben. Sie beschränken sich aber nicht allein auf die Leibeshöhle, bohren sich also nicht nur zwischen die Contenta derselben ein, sondern überschreiten dieselbe und kommen in den Bereich der Muskulatur, des Skeletes und der Haut zu liegen, kurz, sie dringen in alle Lücken und Spalten ein, die sich ihnen erschliessen. Ja, sie begnügen sich nicht einmal mit den interstitiellen Räumen, sondern dringen zuweilen zwischen die Fasern eines und desselben Muskels ein und machen ihn so pneumatisch. Dies gilt für die Knochen als Regel, wo die bald einzeln bald in Gruppen liegenden Oeffnungen stets an concaven Flächen, d. h. an mechanisch weniger beanspruchten Punkten der Corticalis, liegen (STRASSER).

Die Luftsäcke dringen erst in die Knochen (Humerus, Sternum, Coracoid, Becken, Wirbelsäule (theilweise), Rippen, Femur, seltener Schulterblatt und Furcula)[1]) hinein, wenn das Knochenmark den grössten Theil seiner Bedeutung für die Knochenbildung eingebüsst hat. Ein zweites System von Lufträumen entwickelt sich von der Nasenrachenhöhle (resp. ihren Seitenräumen: Tuba Eustachii, Paukenhöhle) aus in die Knochen des Schädels.

Alle jene Hohlräume der ersten Abtheilung stehen also mit ganz bestimmten Stellen (vergl. hierüber mein Lehrbuch) des Bronchialsystems zeitlebens in offener Verbindung, d. h. sie sind von der Lunge aus durch Luft füllbar. Die Luftsackmembran selbst besteht aus einer spärlichen, schwach vascularisirten Bindegewebschicht, mit einer inneren Auskleidung von Plattenepithelien.

Was nun die Bedeutung der Luftsäcke für die Respiration betrifft, so kann sie, was die zuerst entstandenen, in der Nachbarschaft der Lunge gelegenen und allen Vögeln zukommenden Rumpfluftsäcke anbelangt, keinem Zweifel unterliegen. Ja, letztere sind geradezu als integrirende Bestandtheile des Athmungsapparates aufzufassen. Die hohe Bedeutung jener Luftsäcke liegt vor Allem darin, dass durch ihre Volumsveränderung, wenn auch nicht die ganze Ventilation (Sappey, Campana) der Lunge, so doch diejenige der grösseren Bronchien besorgt wird. Die Folge davon ist, dass das eigentliche Lungenparenchym nur geringe Verschiebungen zu erfahren hat und so die denkbar günstigste Organisation besitzt (Arbeitstheilung). Die Ausweitung des Rumpfes und der

---

der Lunge selbst die Luft aus dem Lungenparenchym in die Seitenbronchi oder den Hauptbronchus geschafft wird und umgekehrt, dass aber die Volumsveränderungen der Luftsäcke (namentlich der hinteren) die Durchlüftung der grösseren Seitengänge und des Hauptbronchus übernehmen.

Aus den geschilderten Verhältnissen der Structur, sowie aus der Art der Ventilation ergiebt sich, dass die zum Aufbau der Vogellunge verwendete Gewebsmasse, sowohl was die Blutgefässe, als was das Stützgewebe betrifft, im Verhältniss zur respirirenden Fläche relativ gering sein kann.

[1]) Bei vielen Vögeln erreicht die Pneumaticität des Skeletes und der Weichtheile einen noch viel höheren Grad. So können die Luftsäcke innerhalb und ausserhalb des Knochens bis zu den äussersten Phalangen der Hand, des Fusses, bis ans hintere und vordere Ende der Wirbelsäule, unter die Haut und zwischen die Federwurzeln vordringen.

Rumpfluftsäcke musste also bis zu einer gewissen Grenze mit einer Verbesserung des Respirationsorganes gleichbedeutend sein. Möglicherweise war auch der Vortheil, den sie

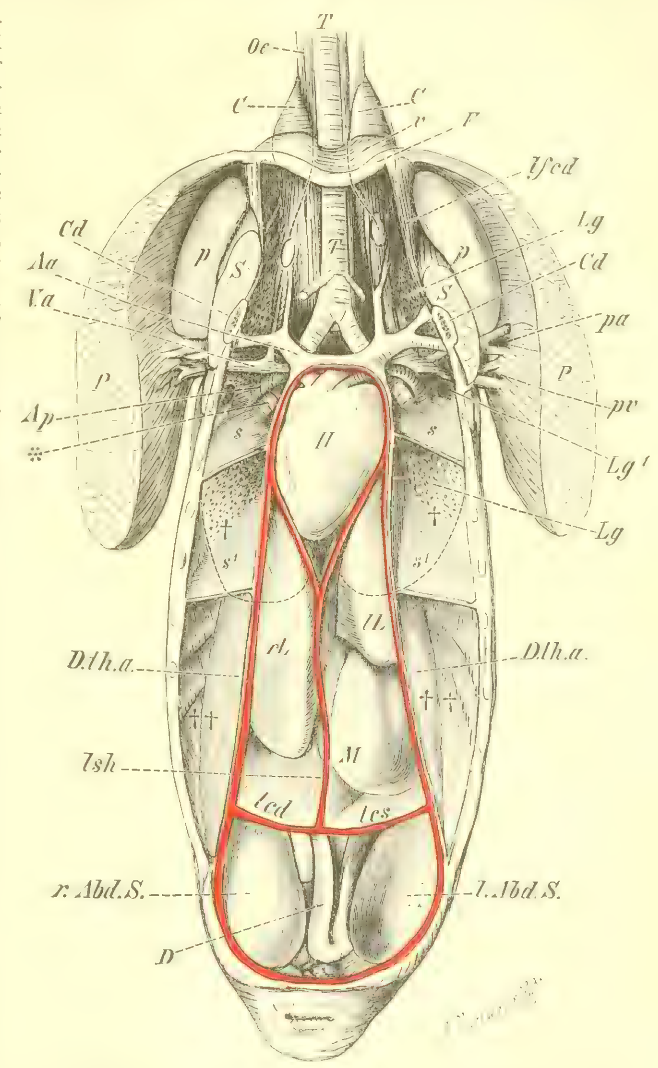


Fig. 304. Rumpfeingeweide und Luftsäcke einer Ente, nach Entfernung der ventralen Rumpfwand. Nach einer Originalzeichnung von H. STRASSER. *T* Trachea, *Oe* Oesophagus, *H* Herz im Herzbeutel, *rL*, *lL* rechter und linker Leberlappen, *lsh* Ligamentum suspensorium hepatis, *lcd* *lcs* Ligamentum coronarium hepatis dextrum und sinistrum, *D* Darm, *P* grosser Brustmuskel, *pa* Arterie —, *pv* Vene desselben, *S* Musculus subclavius, *Cd* Coracoid, *F* Furcula, *lfcd* Ligamentum coraco-furcularis, *Lg*, *Lg*¹ Lunge, *r.Abd.S*, *l.Abd.S.* rechter und linker Abdominalsack, *D.th.a* das fibröse Diaphragma thoracico-abdominale, †† hinterer diaphragmatischer Luftsack, † vorderer diaphragmatischer Luftraum, s^1, s^1 Scheidewand zwischen denselben, *s*, *s* Scheidewand zwischen den vorderen diaphragmat. Luftsäcken und dem im vordersten Theil des Thorax gelegenen, unpaaren Supracoidalsack, *V* Vorderes Wandstück des letzteren, *p* Pectoraltasche zwischen Coracoid, Scapula und den vordersten Rippen mit dem Supracoracoidalraum communicirend, *C*, *C* Cervicalsack, * Eintritt des Trachealastes in die Lunge, *Ap* Arteria pulmonalis, *Aa*, *V.a* Arteria und Vena anonyma mit ihren Aesten. Roth: Schnittlinien des Pericardes und Peritoneums.

für das Schwimmen auf dem Wasser mit sich brachte, von einiger Wichtigkeit.

Eine noch weiter nach der Peripherie, d. h. über den Rumpf hinaus fortschreitende Luftsackausdehnung stand zur Respiration sicherlich in keiner Beziehung mehr, denn es war kaum nöthig oder ökonomisch, oder auch nur möglich, auf solche Weise das Ventilationsvermögen

des Respirationsapparates weiter zu verbessern; ein erheblicher, respiratorischer Gasaustausch aber könnte auch bei reichlicher Vascularisation der Luftsackmembran in die schlecht ventilirten Aussenräume kaum je stattfinden. Wohl aber lässt sich eine solche Ausbreitung der Pneumaticität, ja vielleicht auch die letzte Ausweitung der Rumpfhöhlen mit der Ausbildung der Flugorgane in Zusammenhang bringen. Eine Ausweitung der vorderen Brustgegend, d. h. des vom Schultergürtel umspannten Raumes, war jedenfalls eine günstige Vorbedingung und Begleiterscheinung für die Weiterentwicklung der vorderen Extremität, ihrer Hautfalten und ihrer Muskeln. Es war dadurch die Möglichkeit für ein Auseinanderrücken der Theile, für eine stärkere Entfaltung des Skelets und für die Gewinnung grösserer Ursprungsflächen der Muskulatur gegeben, ohne dass damit eine erhebliche Gewichtszunahme dieser Theile selbst, sowie des ganzen Rumpfes Hand in Hand zu gehen brauchte. Kurz der Vortheil für das Fluggeschäft durch stetig fortschreitende Vergrösserung der Flugflächen und durch Gewinnung neuer Kraftmittel liegt auf der Hand (Strasser).

Der Nutzen der Pneumatisation des Vogelkörpers beruht also nicht einfach auf der Verminderung des absoluten Gewichtes des Thieres durch die Knochenpneumaticität (Ersatz von Knochenmark etc. durch Luft, Ersparniss an Knochensubstanz durch zweckmässigeren Verlauf der Zug- und Druckbalken). Auch die Lufträume zwischen den Muskeln und im Innern des Rumpfes sind für den Flug von Bedeutung[1]).

Der früher allgemein angenommene Satz, dass die Pneumaticität der Knochen durch Erleichterung des ganzen Skeletes zur Erleichterung des Fluges diene, lässt sich nicht mehr in dieser Form aufrecht erhalten, seitdem man weiss, dass ausgezeichnete Flieger, wie die Sterna, keine, oder, wie die Möven, fast gar keine lufthohlen Knochen haben, während die nicht fliegenden Ratiten in ausgiebigster Weise damit ausgerüstet sind. Somit ist die Knochenpneumaticität (man denke auch an die Chiropteren) überhaupt keine unter allen Umständen wesentliche Bedingung des Flugvermögens, wenn damit auch nicht geleugnet werden soll, dass sie — und ich habe dabei namentlich die grösseren Flieger im Auge — von Vortheil dafür werden kann. Dabei wird es sich in erster Linie um eine Verminderung der Eigenschwere des Flügels handeln, und ebenso muss natürlich jede Verminderung des Gesammtgewichtes die Flugarbeit vermindern (Strasser).

Etwas Eigenartiges, nur fliegenden Thieren oder nur der Classe der Vögel Zukommendes, liegt in der Einrichtung der Knochenpneumaticität überhaupt nicht. So haben die Untersuchungen Marsh's über die z. gr. Th. gigantischen Dinosaurier Amerikas gezeigt, dass auch unter ihnen lufthohle Knochen allgemein verbreitet waren. Auch die Sinus frontales, sphenoidales etc. der Säugethiere gehören hierher. Hier wie dort handelt es sich offenbar in erster Linie um eine Ersparniss an Material (Strasser).

Ich habe auf jene lufthohlen Räume bei Besprechung des Schädelskelets und des Geruchsorgans schon früher aufmerksam gemacht und will

[1]) Es ist von Interesse, dass die Knochen der neuseeländischen Moa's ungleich solider, d. h. weniger lufthohl waren, als die der heutigen Ratiten.
Die Knochen von Archaeopteryx waren solid.

hier nur noch erwähnen, dass jene Hohlräume besonders stark bei Marsupialiern entwickelt sind; so z. B. in allen jenen Schädelknochen, welche, wie bei Vögeln und Crocodiliern, mit der Paukenhöhle communiciren. Dahin gehört das Alisphenoid, das Squamosum und das Mastoideum. Auch das Os occipitale ist zum grössten Theil pneumatisch.

Zu ganz excessiver Entfaltung gedeihen die lufthohlen Räume bei Anthropoiden. Die Sinus frontales sind stark entwickelt und ausser den auch dem Menschen zukommenden Sinus maxillares und sphenoidales finden sich auch noch Lufträume in den Processus pterygoidei und in den Alae magnae des Keilbeines. Eine im Jochbein liegende Höhle communicirt mit der Highmorshöhle.

Im Gegensatz zu diesem spongiösen Knochencharakter besitzen die Sirenen unter allen Mammalia die compacteste Knochensubstanz.

Säuger.

Anknüpfend an die bei der Chamaeleonidenlunge erwähnten fundamentalen Beziehungen des Gefässsystems zur Architektur der Lunge, will ich gleich hier auf die wichtigen Lageverhältnisse der Arteria und Vena pulmonalis zum **Stammbronchus** der Säugethiere aufmerksam machen. Unter letzterem versteht man die directe Fortsetzung der Trachea, und während derselbe die gesammte Lunge bis zu ihrem Hinterende durchsetzt, entspringt aus ihm ein doppeltes System von **Seitenbronchen**. Das eine davon besteht nur aus einer einzigen Längsreihe von Seitenbronchen und liegt kopfwärts von der den oberen Abschnitt des Stammbronchus kreuzenden Arteria pulmonalis (**eparterielles System**). Das unterhalb jenes Gefässes (beckenwärts) liegende **hyparterielle System** ist zweireihig, und zwischen den beiderseitigen Wurzeln zieht die Arteria pulmonalis herab, während die gleichnamige Vene an der Ventralseite des Stammbronchus verläuft (Fig. 305).

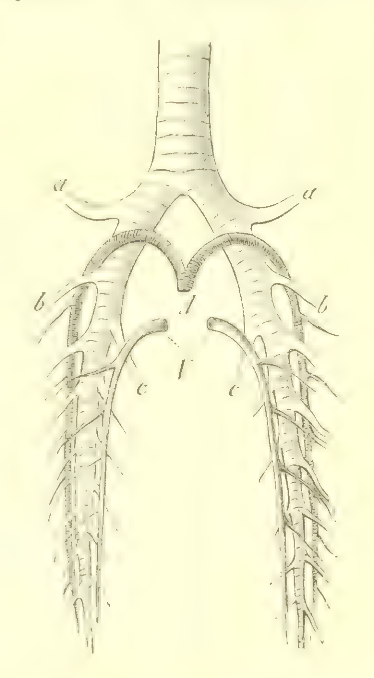


Fig. 305. Schematische Darstellung des Bronchialbaumes der Säugethiere. *a*, *a* beiderseitiger, bronchialer, eparterieller Bronchus, *b* Reihe der hyparteriellen Ventral-, *c* der hyparteriellen Dorsalbronchien, *A* und *V* Arteria und Vena pulmonalis.

Um ähnliche Verhältnisse handelt es sich auch schon in der Chelonier-, Crocodilier- und Vogellunge, doch hält hier, wie namentlich bei den genannten Reptilien, das eparterielle Bronchialsystem in seiner Ausbildung dem hyparteriellen noch die Wage. Bei Vögeln schlägt letzteres schon vor, und dieses Verhalten ist bei Säugern noch weiter gediehen.

Eine genauere Untersuchung der Sauropsidenlunge mit Rücksicht auf diese Punkte ist sehr nothwendig.

Im günstigsten Fall kommt bei Säugern [1]) jederzeit nur noch ein einziger eparterieller Bronchus zur Entwicklung, viel häufiger tritt derselbe nur auf einer und zwar dann stets auf der rechten Seite auf. Bei Situs inversus verhält es sich gerade umgekehrt.

Dazu kommt, dass ein eparterieller Bronchus, mag er nun auf der einen oder auf beiden Seiten entwickelt sein, auch von der Trachea entspringen, und dass daneben noch der gewöhnliche bronchiale eparterielle Bronchus vorhanden sein kann [2]) (trachealer eparterieller Bronchus).

Eine weitere Möglichkeit ist die, dass das eparterielle Bronchialsystem, das seine Sonderstellung durch die ganze Säugethierreihe hindurch aufs Klarste documentirt, links wie rechts gänzlich geschwunden sein kann. Damit geht das letzte Ueberbleibsel einer untergegangenen Generation zu Grabe, und das Verschwinden des eparteriellen Bronchialsystems ist der Schlussakt eines Vorganges, der, wie oben erwähnt, schon bei den Vögeln eingeleitet wurde. Diesen Erfahrungen gegenüber, welche mit strenger Nothwendigkeit auf genetische Beziehungen zwischen den einzelnen Lungenformen hinweisen, kann es keinen Augenblick zweifelhaft erscheinen, dass das beiderseitige Auftreten eparterieller Bronchialzweige bei Säugern den ursprünglichen, das einseitige Vorkommen oder Fehlen derselben den erst secundär erworbenen Typus darstellt.

Worin der Grund der allmählichen Aufgabe des eparteriellen Bronchialsystems gelegen ist, lässt sich nicht bestimmen. Der Anstoss dazu ging wohl kaum von der Lunge selbst aus, sondern war das Resultat einer Summe von äusseren Einflüssen, die vielleicht in gewissen Umbildungsprocessen (Verkürzung) des Thorax oder in einer Aenderung des Athmungsmechanismus zu suchen sind. Jedenfalls steht so viel fest, dass jener Rückbildungsprocess schon bei den niedersten Formen der heutigen Mammalia in vollem Gange ist, dass er also bereits bei den Vorfahren derselben eingeleitet worden sein muss. Ein klarer Einblick in diese Verhältnisse setzt also einen solchen in die Phylogenie der Säugethierlunge im Grossen und Ganzen

---

[1]) Dieses wurde bisher zweimal auch beim Menschen beobachtet, und zwar einmal bei normaler Lage der Eingeweide, das andremal bei Situs inversus. In beiden Fällen bestanden zugleich bedeutende Anomalieen der grossen Gefässstämme in der Brusthöhle. Jederseits waren drei wohlgetrennte Lungenlappen vorhanden, und die bilaterale Symmetrie erschien vollständig durchgeführt (Dalla Rosa). Gleichwohl glaube ich nicht, dass man in diesen Fällen schlechtweg von Atavismus sprechen kann, denn auf den Bahnen, welche der Mensch in seiner Stammesentwicklung betreten haben muss, trifft man keine Formen, welche jene bilaterale Symmetrie des Bronchialbaumes aufzuweisen hätten.

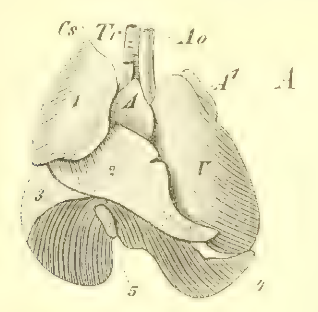
Auch das Fehlen beider eparterieller Bronchen, sowie das Auftreten eines trachealen neben einem bronchialen eparteriellen Bronchus wird zuweilen beim Menschen beobachtet.

[2]) In diesem Fall handelt es sich nach Chiari offenbar um ein Selbständigwerden eines der Nebenzweige (des dorsalen Antheiles) des normalen (bronchialen) eparteriellen Seitenbronchus mit gleichzeitigem Hinaufwandern desselben auf die Trachea. Die Berechtigung dieser Annahme lässt sich doppelt stützen, erstens durch die bekannte Neigung der Seitenbronchen, Zweige an den Stammbronchus abzugeben, und zweitens durch jene Fälle, wo zwei übereinanderliegende bronchiale eparterielle Bronchen vorhanden sind. Der obere derselben ist offenbar ein auf den Stammbronchus versetzter Ast des gewöhnlichen eparteriellen Bronchus, und bei dieser Erscheinung handelt es sich um eine Zwischenstufe zwischen dem normalen Verhalten und dem trachealen Bronchus, der als ein noch weiter emporgewanderter Ast des gewöhnlichen eparteriellen Bronchus zu betrachten ist. Ich gebe diese Mittheilung mit aller Reserve.

voraus, und ob ein solcher sich je eröffnen wird, muss die Zukunft lehren.

Aus der bei weitaus der grössten Zahl der Säugethiere existirenden Asymmetrie des rechten und linken Bronchialsystems ergeben sich folgende Consequenzen:

Da der obere Lappen der rechten Lunge dem eparteriellen, der obere Lappen linkerseits aber dem ersten hyparteriellen Bronchus angehört, so können die oberen Lappen der beiden Lungen nicht homolog sein, sondern der mittlere Lungenlappen rechterseits wiederholt vielmehr den oberen Lappen der linken Seite. Die rechte Lunge besitzt also in diesem Fall ein Element mehr als die linke.



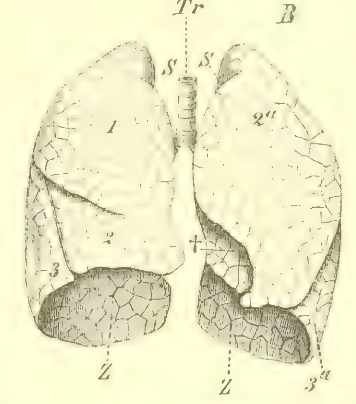


Fig. 306. **A** Rechte Lunge des Maulwurfs, welche die gänzlich ungelappte linke an Volumen 3—4 mal übertrifft. **B** Beide Lungen des Menschen von der Ventralseite gesehen. *1*, *2*, *3*, *4*, *5* die verschiedenen Lungenlappen, *2a* und *3a* der sogenannte obere und untere Lappen der linken Lunge des Menschen, *Z*, *Z* Zwerchfellfläche (Basis) der Lunge; in der Figur **A** entsprechen die Zahlen *4* und *5* dieser Fläche, † Incisura cordis, *S*, *S* Sulcus für die Arteria subclavia, *Tr* Trachea, *V* Herzventrikel, *A*, *A¹* die beiden Atrien, *Ao* Aorta, *Cs* Cava superior.

Aus dem Gesagten erhellt, dass es sich in der Säugethierlunge um **Lappen (Lobi pulmonis)** handelt, und ich will nur noch betonen, dass die stets am oberen Lungenende beginnende Lappenbildung in dem morphologischen Aufbau des Organs der Bronchialverzweigung gegenüber stets in den Hintergrund tritt, und dass dabei nie mehr als ein einziger Seitenbronchus in Mitleidenschaft gezogen wird. Daraus folgt weiter, dass das, was man seither im Sinne der menschlichen Anatomie mit dem Namen des unteren Lungenlappens bezeichnet hat, gar nicht den Namen eines wirklichen Lungenlappens verdient, denn jener repräsentirt ja, den Stammbronchus einschliessend, den eigentlichen Lungenstamm.

Diese wesentlich auf vergleichend-anatomischer Grundlage gewonnene Einsicht in den lappigen Bau der Säugethierlunge findet auch durch die Ontogenese ihre Bestätigung. So erkennt man schon bei vierwöchentlichen menschlichen Embryonen die Prävalenz der rechten Lunge mit ihren drei knospenartigen Ausbuchtungen, während die linke Lunge von Anfang an deren nur zwei besitzt (His)[1].

---

[1]) Vergl. auch die interessante Schrift von C. Hasse, über den Bau der menschlichen Lungen, Arch. f. Anat. und Physiol., Anatom. Abth. 1892. Dieselbe konnte leider im Text nicht mehr berücksichtigt werden.

Auf die ungemeine Vielgestaltigkeit, sowie auf die wechselnde Zahl der Lungenlappen kann hier nicht näher eingegangen werden, und ich will nur bezüglich des feineren Baues des Lungenparenchyms der Säugethiere noch Folgendes bemerken:

Die Bronchen werden gegen ihre Endausstrahlung hin immer feiner und feiner, besitzen in ihren Wandungen immer spärlichere Knorpelelemente, bis diese bei den Endbronchiolen endlich ganz schwinden. Letztere münden in trichterartige Endbläschen, die sogenannten Infundibula, und da deren Wandung an zahlreichen Stellen zu Alveolen vorgebaucht ist, so wird dadurch eine bedeutende Oberflächenvergrösserung erreicht. Diese aber kommt wiederum dem die Infundibula umspinnenden, dichten Capillarnetz und dadurch dem Gasaustausch, welcher sich in den Infundibula und Alveolen vollzieht, zu Gute.

Wie die Respirationsfläche der Säugethierlunge durch die Existenz jener Endbläschen ins Ungeheure sich vergrössert, mag daraus zu ersehen sein, dass die 3—400 Millionen Infundibula beim Menschen eine Athmungs-Fläche von 129,34 Quadratmeter oder 1298,4 Quadratfuss repräsentiren (Aeby).

Cavum thoracis und Pleura.

Schon bei der Besprechung des Bauchfells habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass auch das Cavum thoracis von einer serösen Haut, der sogenannten Pleura, ausgekleidet sei. An dieser lässt sich nun, wie wir dies auch von Seiten des Bauchfells den Abdominalorganen gegenüber constatiren konnten, ein parietales und ein visce-

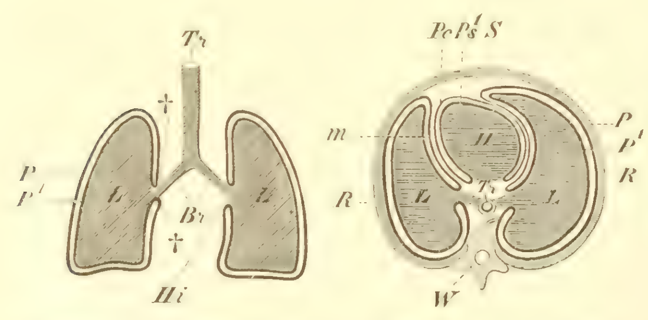


Fig. 307. Schematische Darstellung des Pleural- und Pericardialraumes bei Säugethieren mit Zugrundelegung der menschlichen Verhältnisse. A Frontalschnitt, B Querschnitt. *Tr* Trachea, *Br* Bronchien, *L L* Lungen, *H* Herz, *W* Wirbelsäule, *P* parietales, P^1 viscerales Blatt der Pleura, † † Umschlagstelle beider am Hilus pulmonis (*Hi*), *m* mediastinales Pleurablatt, *Pc*, Pc^1 parietales und viscerales Blatt des Herzbeutels, *R* Rippen (Brustwand), *S* Sternum.

rales Blatt unterscheiden (Fig. 307 *P*, P^1). Letzteres wird als Pleura pulmonalis, ersteres als Pleura costalis bezeichnet, und jenes umhüllt nicht nur die Lungen, sondern auch den Herzbeutel, das Pericardium (Fig. 307 *Pc*, Pc^1). Die an der medialen Lungenfläche sich hinziehende Parthie der Pleura wird auch Mittelfell (Mediastinum) genannt.

Da sich nun zwischen den beiden Blättern eine lymphartige Flüssigkeit befindet, so kann sich die Bewegung der betreffenden Organe leicht und ungehindert vollziehen.

Die Grenzen der Pleurahöhlen des Menschen unterliegen einem grossen Wechsel, und letzterer hat, wie T. Tanja und G. Ruge gezeigt haben, seine Ursache in dem langen Entwicklungswege, den der Mensch zurückgelegt hat. Es handelt sich dabei vor Allem um Momente, welche zu allmählichen Aenderungen des ganzen Rumpfes, wie auch des Thorax im Besonderen beitrugen. Diese Momente sind bei den Primaten, von Chimpanse, Gorilla bis Orang, in continuirlicher Wirksamkeit erkennbar, und auch beim Menschen lassen sich einige Phasen noch deutlich verfolgen. Dahin gehören: Veränderungen im Bereich des Achsenskeletes, Verschiebung der thoraco-abdominalen Grenze, Reduction von Metameren, Verminderung sternaler Rippen, kurz: Verkürzung der vorderen und hinteren Thoraxwand, und synchron damit eine Verlagerung der Pleuralgrenzen in proximaler Richtung. Die Ursachen sind unzweifelhaft verschiedener Art, und sicherlich spielt dabei der Erwerb der aufrechten Körperhaltung in der Reihe der Primaten eine grosse Rolle.

Neben dem Verkürzungsprocess des Rumpfes bildet sich eine compensatorische Breitezunahme des Körpers aus, welche sich am deutlichsten am Becken und Thorax ausprägt, und welche ihrerseits ebenfalls die Grenzen der Pleurahöhlen beherrscht. Aus einem Thorax mit überwiegend dorso-ventralem Durchmesser (z. B. Carnivoren) entsteht, unter entsprechender Formänderung der Lunge und des Herzens, ein solcher mit vorwiegender transverseller Ausdehnung (Anthropoiden, Homo), und dadurch wird der Schwerpunkt des Körpers dorsalwärts verlegt. Dieser Umstand kommt dem Aufrichten des Körpers bei den Primaten zu Gute; beide Momente stehen ohne Frage in einer gewissen Abhängigkeit zu einander. Weiter kommt hinzu die Beeinflussung des Thorax durch die vorderen Extremitäten, welche, zu Greifwerkzeugen sich ausbildend, schärfer gesonderte und mächtige Muskeln erhielten. Diese aber wirkten wieder auf die Form der Rippen und auf die Wölbung des Thorax zurück. Die Folgeerscheinungen zeigten sich ferner auch in der grösseren Einheitlichkeit innerer Organe, in einer allmählichen Verschmelzung mehrerer Lappen der Leber und der Lungen, in einer Annäherung und schliesslichen Verwachsung von Pericard und Diaphragma, wobei auch ein allmähliches Tiefertreten des Herzens in Betracht kommen mag. Dass aber die Lageveränderungen von Herz (Herausgedrängtwerden aus der Medianebene unter Verschiebung der Längsachse nach der ventralen und linken Körperseite) und Zwerchfell wieder auf die Form und Grenzen der Pleurahöhlen zurückwirken, ist selbstverständlich.

Umwandlungen der Pleuragrenzen finden sich in geringerem Grade auch bei niederen Säugethieren; nicht immer ist aber bei letzteren ein innerer Zusammenhang untereinander oder gar mit den Primaten nachweisbar. Sehr verschiedene ursächliche Momente kommen in Betracht; allein auch hier ist eine Abhängigkeit vom Skelet deutlich zu erkennen.

Mesenterialbildungen[1]).

Entsprechend der paarigen Anlage des Cöloms wird man für die Urform der Wirbelthiere ein vollständiges dorsales und ventrales Mesenterium des Darmes in sagittaler Stellung annehmen dürfen. Ob jemals solche Formen in der Chordatenreihe existirten, muss, wie

[1]) Vergl. hierüber die Arbeiten Toldt's, Hochstetter's, Götte's, Klaatsch's und Endres'.

KLAATSCH sehr richtig bemerkt, fraglich erscheinen, da die phylogenetisch sehr alte Leber frühzeitig schon das gleichmässige Verhalten zweier symmetrischer Körperhälften stören musste. Vergl. übrigens auch die Verhältnisse bei Dipnoërn.

Im ventralen Mesenterium vollzogen sich im Laufe der Zeit grosse Veränderungen, in deren letzte Ursachen man allerdings vor der Hand noch keine vollkommen befriedigende Einsicht hat. Jedenfalls aber spielte dabei die von der später zu besprechenden Urvene (Vena subintestinalis) ausgehende Differenzirung der Gefässbahnen, sowie die gleichzeitig erfolgende Verlagerung der Leber und die Ausbildung des Herzens, welche beide Organe zu der in die zwei Darmlebervenen sich differenzirenden Vena subintestinalis in Beziehung stehen, eine Hauptrolle. Nicht weniger innige Beziehungen bestehen zwischen den Cölomgefässen und dem im Urzustand als kurze, sagittale Platte zu denkenden dorsalen Gekröse, welches aus einem dorsalen Leber-, aus einem distal daran sich anschliessenden Hohlvenen-, sowie aus einem dorsalen Darmgekröse besteht.

Das dorsale Gekröse ist in erster Linie der Träger der arteriellen Blutbahnen des Darmcanales, und bei der in der Ontogenese sich vollziehenden Verlagerung seiner Wurzellinie bewähren sich, wie dies H. ENDRES nachgewiesen hat, die Ursprünge der Gekrösgefässe aus der Aorta als fixe Punkte, um welche die Wurzellinie gleichsam Wirbelbewegungen ausführt. Dies gilt z. B. vom Ursprung der A. coeliaca und insbesondere von dem der A. mesenterica superior der Säuger. (Vergl. die Arterien des Darmcanales)[1]).

In Folge der Ausbildung des dorsalen Lebergekröses, des dorsalen Leberhohlvenengekröses und des zwischen Leber und Darm sich erstreckenden Abschnittes des ventralen Darmgekröses (Ligamentum hepato-entericum, KLAATSCH) wird ein Raum vom übrigen Cölom gesondert. Dieser, die Bursa hepato-enterica (KLAATSCH), communicirt durch mannigfache Perforationen, bald des dorsalen, bald des ventralen Darmgekröses, mit dem übrigen Cölom. Damit ist die Grundlage für alle späteren Complicationen und zugleich ein Anknüpfungspunkt gegeben an niedere Vertebraten (Siren). Die Kenntniss letzterer aber ist unerlässlich für das Verständniss des Situs peritonei höherer Vertebraten.

Bezüglich des ausserordentlich wechselnden, zur Schlingenbildung des Darmes, zur Gefässentwicklung, sowie zur Ausbildung der Leber und Milz in allerengster Beziehung stehenden Verhaltens der verschiedenen Mesenterialbildungen, ihrer Verschiebungen der Omentaentstehung etc. in der Reihe der Wirbelthiere verweise ich auf die Arbeit von KLAATSCH. Erwähnt sei hier nur noch, dass bei Cheloniern und Crocodilen der Abschluss der Pleurahöhlen vom Cavum peritonei bereits vollzogen ist.

[1]) Die Untersuchungen HOCHSTETTER's machen es sehr wahrscheinlich, dass bei allen Wirbelthieren, welche eine hintere Hohlvene besitzen, in der Anlage wenigstens, ausser dem dorsalen und ventralen Darmgekröse ein drittes Längsgekröse existirt. Dieses verbindet den rechten Rand der Leber mit der Wurzel des dorsalen Darmgekröses und kann sich, wie bei den Säugern und Vögeln, auch noch über die Leber hinaus nach vorne erstrecken. Dieses Gekröse wird zum Träger des selbstständig entstehenden (Leber-) Abschnittes der hinteren Hohlvene. Letzterer kommt also überhaupt nicht zur Entwicklung (und die rechte hintere Cardinalvene bleibt dann in diesem Fall erhalten), wenn, wie dies z. B. bei Salamandra mac. beobachtet wurde, die Anlage des Hohlvenengekröses abnormerweise ausbleibt.

Eine jener oben schon erwähnten, die Bursa hepato-enterica mit dem übrigen Cölom verbindenden Oeffnungen setzt sich von den Sauriern (Platydactylus) auf die Säugethiere fort und dehnt sich distalwärts aus, bis schliesslich ihre distale Begrenzung gar nicht mehr vom Ligamentum hepato-entericum, sondern vom dorsalen Darmgekröse gebildet wird. So wird das Foramen hepato-entericum bei gewissen Reptilien und den Säugethieren zum Foramen Winslowii.

Die Ausbildung der Radix mesenterii hängt ab vom Grade der Arterienconcentration, welch letztere wieder eine entsprechende Vereinfachung der venösen Zuflüsse der Pfortader im Gefolge hat. Bei Hatteria nur erst partiell vorhanden, erscheint dieselbe bei Cheloniern im Ganzen durchgeführt. Da die Achse der Radix (die Arteria mesenterica) zum Duodenum wie zum Enddarm nachbarliche Beziehungen besitzt, so stellt sie den Schauplatz dar, auf welchem der Enddarm bei stärkerer Ausdehnung sich dem Duodenum von der linken Seite her anlegen muss (Chelonier), dabei die Achse der Radix und damit die Mitteldarmschlingen überlagernd (H. Klaatsch).

Was die Säugethiere betrifft, so besitzt Echidna in ihren Mesenterialverhältnissen nebst Anhangsorganen noch manches Reptilienähnliche, und dasselbe gilt auch für Marsupialier, welche zum Theil sogar noch primitivere Charaktere aufweisen (Raubbeutler). Auch unter den Placentalia lassen sich gewisse Formen sehr leicht an niedere Typen anschliessen, so z. B. die Prosimier (Tarsius spectrum), Insectivoren (es folgen sich hier Sorex, Erinaceus, Talpa), Nager und Carnivoren. Andere Placentalia zeigen nur in einzelnen Punkten primitive Zustände und schlagen in anderen eine divergente Richtung ein. Eine besondere Stellung nehmen die Hufthiere und Edentaten ein, und dies gilt auch in gewisser Beziehung für die Marsupialier.

Eine ununterbrochene Entwicklungsreihe führt von den Prosimiern zu den Primaten; erstere aber weisen ihrerseits in vielen Punkten auf sehr niedere Zustände (Insectivoren) zurück.

Alles in Allem erwogen, müssen die Säuger bezüglich der Mesenterialbildungen und der Anhangsorgane an sehr primitive Formen angeschlossen werden, an Formen, welche sich bereits unterhalb der jetzt lebenden Amphibien vom gemeinsamen Chordatenstamme abzweigten. Ueberblickt man die verschiedenen Säugethiergruppen im Ganzen, so stellen sie bezüglich ihres Situs peritonei Reihen dar, die von einem gemeinsamen Ausgangspunkt zu verschiedenen Zielen hinführen.

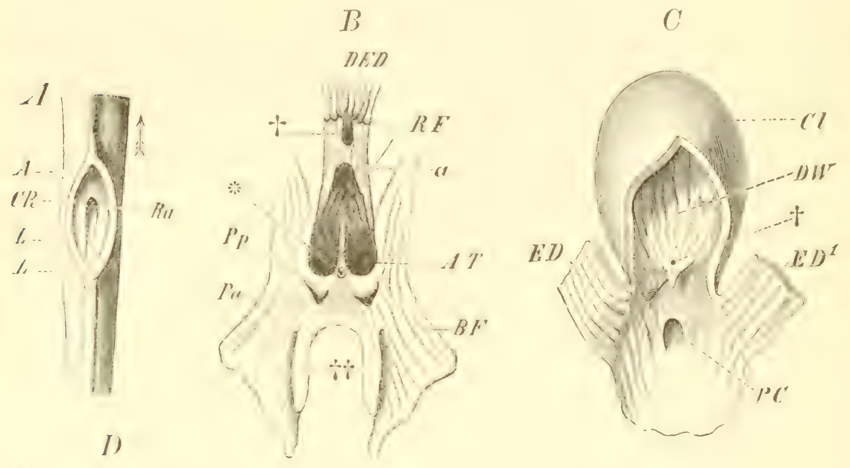
Bezüglich der genaueren Details verweise ich auf die Arbeit von H. Klaatsch und insbesondere auf pag. 635—644 derselben, wo der Versuch gemacht wird, ein Bild vom Urzustande des Darmcanales und seiner Mesenterialbildungen bei Säugethieren zu entwerfen.

Pori abdominales.

Es handelt sich bei den Wirbelthieren um drei Communicationsmöglichkeiten des Pleuroperitonealraumes oder Cöloms mit der Aussenwelt. Zwei davon, nämlich die Nephrostomen und Ostia tubarum abdominalia, sollen später betrachtet und hier

nur die dritte, welche durch die sogenannten **Peritonealcanäle** oder **Pori abdominales** dargestellt wird, einer näheren Betrachtung unterzogen werden.

Was zunächst die **Cyclostomen** betrifft, so erscheint es noch nicht sicher ausgemacht, ob jene unpaare, hinter dem After liegende Oeffnung, die man bisher als Porus abdominalis zu bezeichnen gewohnt war, wirklich einem solchen entspricht (Fig. 308).



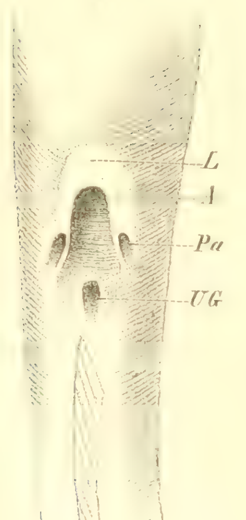


Fig. 308. Pori abdominales verschiedener Wirbelthiere. **A** Cyclostomen, **B** Selachier, **C** Protopterus, **D** Spatularia. *A* Analöffnung, *Pa*, *Ra*, *PC* Pori abdominales, *Pp* Papille, *AT* Analtaschen, *UG* und *a* Urogenitalöffnung, *L*, *L* lippenförmiger Saum der Cloakenöffnung, *CR* Cloakenraum, *DED* Längsfalten des Enddarmes, welche bei *RF* scharfrandig aufhören, * Einmündungsstelle der fingerförmigen Drüse, *BF* Bauchflosse, †† Pterygopodien. Der Pfeil in **A** bezeichnet die Richtung gegen den Kopf und kann auf alle Figuren angewendet werden. In Fig. **C** bezeichnet *Cl* den Cloakenblindsack, dessen dorsale Wand bei *DW* sichtbar ist. Bei † unpaare Mündung der Geschlechtscanäle, *ED*, ED^1 aufgeschnittener Enddarm. Der Pfeil deutet die Ausmündung der Ureteren an.

Von den **Selachiern** an treten die Abdominalcanäle in der Regel paarig auf, und zwar liegen sie hier (Fig. 308 **B** *Pa*) hinter den sogenannten Analtaschen (*AT*) unter je einer kleinen Hautpapille (*Pp*). Sie kommen nicht allen Selachiern zu; so fehlen sie z. B. den Notidaniden, Cestracioniden und Rhiniden vollständig, den Scylliiden theilweise. Arten eines und desselben Genus können sich hierin entgegengesetzt verhalten, ja sogar bei Thieren einer und derselben Art können sie bald vorkommen, bald fehlen; möglich, dass sie bei einigen nur während der Fortpflanzung auftreten (Turner).

Bei **Ganoiden**, unter welchen sie bei Sturionen, wie vor Allem bei Spatularia sehr weit sind, liegen sie stets vor der Urogenitalöffnung und hinter dem After, rechts und links auf den die Afteröff-

nung begrenzenden Hautsäumen (Fig. 308 D *Pa*). Bei Acipenser erscheinen alle drei resp. vier Oeffnungen viel näher zusammengerückt als bei Spatularia. Bei Amia vermag ich keine Abdominalcanäle zu entdecken.

Aehnlich wie die Ganoiden verhalten sich die **Holocephalen** und **Teleostier**; unter den letzteren sollen sie übrigens nur den Salmoniden, Muraenoiden und Mormyriden zukommen.

Bei den Salmoniden liegen die Pori abdominales rechts und links neben der Analöffnung, doch kommen sie nicht allen Genera in gleicher Regelmässigkeit zu. Oft sind sie nur auf einer Seite vorhanden oder fehlen sie, in Folge eines secundär erfolgten Verschlusses, gänzlich. Sicher ist, dass sie beiden Geschlechtern zukommen, aber bei keinem sollen sie mit der Ausfuhr der Geschlechtsproducte etwas zu schaffen haben (?) (M. Weber).

Bei **Ceratodus** finden sich die Pori abdominales, wie bei Selachiern, hinter dem After und der Urogenitalöffnung; bei **Protopterus** (Fig. 308 C) liegt ein meist unpaarer Canal[1]) ein wenig vor dem After, und zwar öffnet sich derselbe, je nachdem der After rechts oder links von der Mittellinie liegt, rechts oder links nach aussen. Man geräth durch denselben in einen unpaaren, von derben, fast spröden Wänden begrenzten Hohlraum, welcher dorsalwärts von der Cloake gelegen ist. Dieser erstreckt sich kopfwärts bis etwa zum Niveau der Ausmündungen des Urogenitalsystems, wo er kuppelförmig abschliesst. In dieses sein kuppelförmiges Ende öffnen sich die eigentlichen äusserst feinen Pori abdominales.

Bei sämmtlichen **Amphibien**[2]) werden die Pori abdominales gänzlich vermisst, dagegen treten sie wieder bei **Reptilien** auf, nämlich bei Cheloniern und Crocodiliern. (Lacertilier und Ophidier besitzen Analtaschen.) Sie liegen bei Cheloniern unmittelbar unterhalb der Schleimhaut des Penis und der Clitoris, oberhalb und neben dem äusseren Rand der Schwellkörper. Im Niveau der Eichel angekommen, dringen sie in deren spongiöse Substanz (?) ein, verengen sich schnell und enden blind zugespitzt (C. K. Hoffmann).

Das Vorkommen der Abdominalporen bei so weit auseinanderliegenden Thiergeschlechtern ist ein Beweis für ihr hohes Alter und ihre phyletische Bedeutung. In physiologischer Beziehung ist nichts Sicheres darüber bekannt[3]). Vielleicht handelt es sich um ein Ueberbleibsel von Segmentalgängen. Die Pori abdominales der Elasmobranchii, Holocephali, Ganoidei, Dipnoi und Mormyridae können als homologe Bildungen betrachtet werden. Eine besondere Stellung nehmen die Abdominalporen der Cyclostomen und der Muraenidae ein; sie lassen sich mit dem Porus genitalis der Teleostier vergleichen (M. Weber).

[1]) Die Pori abdominales können auch ganz fehlen (vergl. oben die Selachier).

[2]) Möglicherweise treten sie bei Ichthyoden in gewissen Embryonalstadien vorübergehend noch auf, doch ist dies nur eine Vermuthung.

[3]) Vielleicht handelt es sich um eine Communication des Cöloms mit dem umgebenden Wasser. Für Thiere, die bei jedem Auf- und Absteigen im Wasser unter stark wechselnde Druckverhältnisse gelangen, kann eine derartige Einrichtung von grossem Nutzen sein (Semon).

H. Organe des Kreislaufs.

(Gefässsystem.)

Die Frage nach der ersten Entstehung des Blutsystems ist bisher noch nicht vollständig gelöst, wenn wir auch ihrer Beantwortung durch neuere vortreffliche Arbeiten (O. und R. HERTWIG, BÜTSCHLI, H. E. ZIEGLER, RÜCKERT, WENKEBACH u. A.) ungleich näher gerückt sind als früher. Am meisten Wahrscheinlichkeit besitzt die Ansicht von H. E. ZIEGLER, wonach das Blutsystem aus Resten der primären Leibeshöhle (Zwischenraum zwischen den primären Keimblättern) hervorgeht. Jene Reste bleiben bei der allgemeinen Ausbreitung des Bildungsgewebes („Mesenchyms") als Gefässe, Lacunen oder Interstitien zurück, werden von demselben umschlossen und in dasselbe aufgenommen. Die geformten Elemente entstehen an den verschiedensten Stellen der Blutbahnen durch Wucherung und Ablösung von Zellen des Mesenchyms (Genaueres hierüber später).

Als Centralorgan des Gefässsystems dient das als Saug- und Druckpumpe fungirende **Herz**. Dieses sorgt für die in regelmässiger Weise sich vollziehende Bewegung der ernährenden Flüssigkeit, d. h. des **Blutes**, welches Canäle durchströmt, die, als **Blutgefässe** bezeichnet werden. Die Blutgefässe zerfallen in solche, welche ihren Inhalt ins Herz ergiessen (**Venen**) und in solche, die das Blut aus dem Herzen fortleiten (**Arterien**). Die letzten feinsten Ausbreitungen der Gefässe nennt man **Haargefässe** oder **Capillaren**. Die Wände derselben bestehen nur aus Zellen (Endothelien); in den grösseren Gefässen wird die Wandung durch Bindegewebe, elastisches Gewebe und häufig auch (zumal bei Arterien) durch Muskeln verstärkt.

Während sich nun der Blutstrom in einem allseitig geschlossenen Röhrensystem bewegt, gilt dies nicht in derselben gesetzmässigen Weise für die **Lymphe**. Wohl ist dieselbe häufig genug ebenfalls an geschlossene Bahnen (**Lymphgefässe**) gebunden, allein sie erfüllt auch die verschiedensten Spalten, Lücken und Hohlräume des Körpers und durchtränkt alle Gewebe. Später wird dies in einem besonderen Capitel noch genauer zu besprechen sein, für jetzt mag die Bemerkung genügen, dass die Lymphe des Wirbelthierkörpers einen doppelten Ursprung besitzt, nämlich in den Geweben (parenchymatöse Quelle) und im Darm (Chylusquelle).

Im Blute wie in der Lymphe unterscheidet man 1. das Plasma und 2. Formelemente, die **Blut-** und **Lymphzellen**. Für die ersteren wird auch der Name „rothe" Blutzellen (Erythrocyten) oder Blutkörperchen gebraucht. Synonyma für Lymphzellen sind weisse oder farblose Blutzellen oder Blutkörperchen, Leukocyten, Lymphkörperchen, Phagocyten.

Das Plasma kann hier unberücksichtigt bleiben, und ich beschränke mich auf eine Besprechung der Formtheilchen [1]).

Der Ausdruck „rothe" Blutkörperchen ist nicht zutreffend, da es sich um keine rothe, sondern um eine blass-schwefelgelbe Farbe der

[1]) Vergl. die von A. OPPEL hierüber zusammengestellte, umfangreiche Literatur (s. d. Literaturverzeichniss des Gefässsystemes).

Einzelzelle handelt. Die rothe Blutfarbe beruht auf einer Interferenzerscheinung.

Die als specifisch-respiratorische Zellen zu betrachtenden Erythrocyten gehören ontogenetisch und physiologisch zum Blutgefässsystem. Sie entwickeln sich während der Ontogenese aus compacten Anlagen („Blutinseln"), welche später durch Serum gelockert werden und in Circulation kommen. Dabei gehen sie aber, entgegen einer früheren Annahme, nicht etwa aus (im Blut befindlichen) weissen Blutzellen hervor, sind aber mit diesen sowie mit den Endothelien der Gefässe dem Ursprung nach gleichartig. Alle drei sind nämlich dem Mesoderm zuzurechnen und als mesenchymatische Organanlagen aufzufassen. Falls sie, wie dies z. B. bei Amphibien und Petromyzonten vorkommt, zuerst im Entoderm auftreten, so ist dies als ein cänogenetischer Vorgang, d. h. als eine Ueberwanderung vom Mesoderm ins Entoderm zu deuten (H. E. ZIEGLER). Auch die Organe, in welchen die Erythrocyten in späterer Embryonalzeit und im ausgebildeten Thier ihren Ursprung nehmen, sind, wie später gezeigt werden wird, mesodermaler Abkunft.

Die weissen Blutkörperchen treten später auf, als die rothen. Es giebt im Embryo lange Zeit hindurch noch keine Leukocyten, sondern nur ausserhalb der Gefässe, in den Spalträumen zwischen den Organen, herumkriechende Wanderzellen. Diese gelangen erst secundär in das Blut.

Tabelle über die verschiedenen Grösseverhältnisse der rothen Blutkörperchen.

Amphiuma	70 μ	Salamandrinen	29—37 μ
Proteus	60—63 „	Schildkröten	24—26 „
Siren lac.	60 „	Anuren	18—25 „
Cryptobranchus	56 „	Fische	5—33 „
Menopoma	45 „	Vögel	12—14 „
Protopterus	40—46 „	Säugethiere	2,5—9—10 „
Axolotl	44 „		

Der Amphioxus besitzt im Blut nur sehr spärliche Formelemente, und diese entsprechen den weissen Blutkörperchen der Cranioten; von rothen ist nichts bekannt.

Schwer zu erklären ist die Thatsache, dass die rothen Blutzellen der meisten Fische, der Amphibien und Sauropsiden eine ovale Form besitzen und dass sie ausnahmslos einen Kern führen. Unter den Säugethieren führen nur die Tylopoden ovale Blutzellen. Andererseits nehmen unter allen Fischen die Petromyzonten insofern eine Ausnahmestellung ein, als diese durch runde, biconcave Blutzellen, ähnlich wie die Säugethiere, charakterisirt sind; auch bilden ihre rothen Blutkörperchen geldrollenartige Haufen, was sonst bei niederen Wirbelthieren nicht der Fall zu sein pflegt. Die Blutkörperchen der Petromyzonten unterscheiden sich jedoch dadurch von denjenigen der Säuger, dass sie einen Kern besitzen. Letzteres kommt bei ausgebildeten Säugethier-Erythrocyten nicht vor.

Von grosser Bedeutung ist die Frage nach der Bildung der rothen Blutkörperchen in postembryonaler Zeit, und hierüber haben besonders die BIZZOZERO'schen Untersuchungen Licht verbreitet. Was zunächst die histogenetische Seite jener Frage anbelangt, so handelt es sich bei allen

Vertebraten um eine durch Mitose stattfindende Vermehrung einer typischen Zellenform, welche durch einen sphärischen Kern charakterisirt wird, der von einer dünnen Schicht hämoglobinhaltigen Protoplasmas umgeben ist. Es giebt keine hämoglobinhaltigen Zellen, welche ausserhalb der Blutgefässe liegen, sodass man nothwendiger Weise annehmen muss, dass in diesen letzteren, nicht aber in dem intervasculären Gewebe, die Entwicklung der rothen Blutkörperchen stattfindet und beendet wird.

Die Bildungsstätte der rothen Blutkörperchen betreffend kann man constatiren, dass sich dieselbe, nachdem die Vermehrung in embryonaler Zeit durch Theilung im gesammten kreisenden Blut stattgefunden hat, später eine Zeit lang auf bestimmte Organe beschränkt. Dabei kommt bei Säugethieren successive die Leber und dann die Milz, bei Vögeln dagegen allein die Milz in Betracht. Schliesslich aber findet die Production nur noch im Knochenmark statt, kurz, es handelt sich um eine Ueberwanderung jener Function [1]). Bei jener hervorragenden Rolle, welche das Knochenmark spielt, kommen die weiten Venencapillaren in erster Linie, oder vielleicht einzig und allein, in Betracht. Ebendaselbst entstehen nach Bizzozero auch Leukocyten. Aus diesem Grunde bezeichnet B. das Gefässnetz des Markes als ein wahres endovasculäres Organ und zählt dasselbe den Drüsen zu, welche morphologische Elemente absondern.

Allgemeine Bemerkungen über das Herz und den fötalen Kreislauf.

Bei der Herzanlage lassen sich zwei verschiedene Typen in der Reihe der Wirbelthiere unterscheiden:

I. Typus. Bei den Selachiern und Amphibien entwickelt sich das Herz von Anfang an unpaar aus der ventralen Wand des, dicht hinter der Kiemenspaltenregion liegenden Abschnittes der Kopfdarmhöhle.

II. Typus. Bei Teleostiern, Sauropsiden und Säugethieren handelt es sich ursprünglich um eine Herzanlage aus zwei getrennten Hälften, welche erst nachträglich miteinander verwachsen.

Der zweite Typus lässt sich auf den ersten zurückführen und ist aus einer Anpassung an den grossen Dottergehalt des Eies zu erklären. Es handelt sich also um mechanische Verhältnisse.

Die anfangs cylinderförmigen Zellen des Darmdrüsenblattes erfahren dabei eine starke Abplattung und werden zu zarten Endothelien umgewandelt, welche das innerste Blatt der Herzwand bilden. Dieses fällt unter einen und denselben morphologischen Gesichts-

[1]) Auch beim Erwachsenen (Hund, Meerschweinchen, Mensch) kann jene Function unter bestimmten Verhältnissen (bei Anämie z. B.) in der Milz (unter normalen Verhältnissen kommt die Milz so wenig in Betracht als die Lymphdrüsen) wieder erwachen, und bei Urodelen bildet letztere sogar zeitlebens die einzige Bildungsstätte, während bei den Fischen und wohl auch bei Dipnoërn ausser der Milz auch noch das lymphoide Gewebe der Urniere in Betracht kommt. Bei erwachsenen Säugern, Vögeln, Reptilien und Anuren hat die betreffende Function im Mark ihren Sitz. Bei Reptilien, Amphibien und Fischen vollzieht sich übrigens jene Function allerdings nur in erster Linie in dem genannten Organ, nebenher aber fahren die Blutzellen, wenn auch in viel beschränkterem Masse, fort, sich auch im Blute jedes anderen Körpertheiles zu vermehren, gerade wie im Embryonalleben.

punkt mit der epithelialen (endothelialen) Auskleidung aller Gefässe, und wird als **Endocardium** bezeichnet. Nach aussen davon folgt die eigentliche, aus Muskelsubstanz bestehende, mehr oder weniger compacte Herzwand, der „Herzmuskel", das **Myocardium**. Dieses baut sich auf aus quergestreiften und mit ihren Ausläufern netzartig sich verbindenden Zellen, von welchen jede einen (centralliegenden) Kern einschliesst, und welche unter der Herrschaft theils des cerebro-spinalen (Vagus), theils des sympathischen Nervensystems stehen. Von aussen her wird der Herzmuskel von einem fibrösen bezw. serösen Sack, dem Herzbeutel (**Pericardium**), umschlossen, und dieser entsteht zum grössten Theil aus dem vorderen Abschnitt der Leibeshöhle („Parietal- oder Halshöhle"). In welch nahen Beziehungen das Pericard bei höheren Wirbelthieren zur Genese des Zwerchfells und der Pleuralräume steht, wurde schon früher (vergl. Diaphragma) dargelegt.

Am Herzbeutel lassen sich zwei Blätter, ein äusseres (parietales) und ein inneres (viscerales) unterscheiden. Letzteres liegt der Herzwand unmittelbar an, während ersteres durch einen Spaltraum (Cavum pericardii) davon abgehoben erscheint. Die sich entgegenschauenden Pericardialblätter sind mit Plattenepithelien (Endothelien) ausgekleidet, und zwischen ihnen wird eine Flüssigkeit (Liquor pericardii) ausgeschieden. Mit anderen Worten: es handelt sich um einen serösen Spaltraum, welcher nicht nur genetisch, sondern auch physiologisch mit den übrigen grossen serösen Räumen (Pleuroperitoneal-Räume) des Rumpfes zu parallelisiren ist.

So stimmt das Herz hinsichtlich seines Aufbaues im Wesentlichen mit den grösseren Gefässen überein, an welchen man ebenfalls eine endotheliale Innen-, eine muskulöse und elastische Mittel- und eine bindegewebige, perivasculäre, Lymphräume einschliessende Aussenschicht unterscheiden kann. Diese drei Schichten werden auch kurzweg als **Intima**, **Media** und **Adventitia** bezeichnet.

In frühen Embryonalstadien, sowie zeitlebens bei niederen Vertebraten (grösster Theil der Anamnia), liegt das Herz in der vordersten Cölomregion, später aber — und dieser Vorgang besitzt ebenfalls wieder seine phylogenetische Parallele — finden mit der schärferen Herausbildung der einzelnen Körperregionen, wie namentlich eines Halses, mehr oder weniger bedeutende Wachsthumsverschiebungen statt, wodurch das Herz mehr distal-, d. h. caudalwärts, zu liegen kommt.

Ursprünglich stellt also das Organ nur eine einfache Blut- oder Gefässröhre dar, die anfangs mehr oder weniger in der Längsachse des Körpers liegt, später aber durch mannigfache Krümmungen (S-Krümmung), Verschränkungen und Ausbuchtungen, grosse Complicationen erfährt. Diese bestehen vornehmlich darin, dass der gekrümmte Herzschlauch durch vermindertes Wachsthum seiner mittleren Abtheilung gleichsam eine Einschnürung erfährt, wodurch sich der sogenannte Ohrcanal bildet. Dadurch zerfällt das Herz in zwei Abtheilungen, die man als **Vorhof (Atrium)** und als **Hof (Ventrikel)** bezeichnet. Zwischen beiden entstehen **klappenartige Vorrichtungen (Valvulae)**, welche dem durchströmenden und unter die Muskelpresse der Herzwände kommenden Blutstrom die Fortbewegung nur in einer bestimmten, vom Atrium nach dem Ventrikel gehenden Richtung erlauben und jegliche Rückstauung verhindern. Sie sind aus einem

Wucherungsprocess des Endocards hervorgegangen zu denken. Aus dem Gesagten erhellt, dass das Atrium die für den Eintritt des Blutes bestimmte venöse, der Ventrikel die auf den Austritt des Blutes berechnete arterielle Herzabtheilung darstellt.

Am venösen Ende bildet sich durch Vereinigung der zuführenden Körpervenen noch ein selbständig pulsirender Behälter, der sogenannte **Sinus venosus**, welcher sich anfangs mit sehr weiter Mündung in den Vorhof öffnet, später aber durch Vorwachsen der umgebenden Muskelfalten nur durch eine engere Pforte damit in Verbindung bleibt. Dabei legen sich die atriale und die Sinuswand eine Strecke weit aneinander, wodurch zwei scharf umrandete, ins atriale Lumen vorspringende Falten, die beiden Sinusklappen, entstehen.

Wie dies soeben vom Vorhof des Herzens ausgeführt wurde, so findet sich auch in der Fortsetzung des Ventrikelabschnittes noch eine besondere Bildung, der sogenannte **Arterienstamm (Truncus arteriosus)**. Dieser zerfällt in einen proximalen, dem Herz direct aufsitzenden, und einen peripheren Abschnitt; ersterer wird **Conus-**, letzterer **Bulbus arteriosus** genannt. Im Innern des Conus finden sich in Längsreihen angeordnete Klappen, und diese sind nach Gegenbaur aus ursprünglichen Längswülsten hervorgegangen zu denken. Die die Längswülste zu Klappen umformenden Factoren müssen in phylogenetischer Hinsicht in den Druckwirkungen des nach der Ventrikel- und Conussystole sich rückstauenden Blutes gesucht werden. Die anfangs weiche Gewebsmasse der Längswülste erhielt dadurch Eindrücke, und diese buchteten sich successive zu Taschen aus.

Im Vorstehenden habe ich eine Skizze des Herzens entworfen, wie es bei **Fischen** zeitlebens persistirt und wie es in ganz ähnlicher Weise in der Ontogenese aller Wirbelthiere wenigstens vorübergehend zur Beobachtung kommt (biogenetisches Grundgesetz).

Mit der Herausbildung der Lungenathmung treten an dem anfangs so einfach gestalteten Organe tief eingreifende Veränderungen auf, die aber schliesslich alle darauf hinauslaufen, dass die ursprünglichen zwei Abtheilungen eine Trennung in zwei weitere Abschnitte, nämlich in noch ein Atrium und noch einen Ventrikel, erfahren, kurz dass es zur Viertheilung des Herzens kommt. In Folge davon kann man nun eine **rechte Herzhälfte**, welche nur venöses, und eine **linke**, welche nur arterielles Blut führt, unterscheiden, und es ist die Möglichkeit gegeben, dass das durch neu entstandene Gefässe (**Art. pulmonalis**) aus dem rechten Ventrikel in die Lungen geworfene, venöse Blut, nachdem es hier oxydirt worden ist, durch besondere Bahnen (**Venae pulmonales**) wieder zum Herzen, und zwar zur linken Hälfte desselben, zurückkehren kann, um dann erst von hier aus durch die **Aorta** in den Körperkreislauf zu gelangen.

Es ist das grosse Verdienst G. Born's, die Entwicklung des Herzens in bewunderungswürdiger Schärfe und Klarheit dargelegt und die Grundlagen festgestellt zu haben, auf welchen auch spätere Forscher, wie z. B. C. Röse, weiter bauen konnten. Wenn irgendwo der Satz gilt, dass wir das Gewordene erst durch das Werden klar zu erfassen im Stande sind, so ist dies hier der Fall, denn kaum für ein anderes Organ bestehen so zahlreiche Parallelen zwischen Ontogenie und Phylogenie, wie beim Herzen.

Der fötale Kreislauf.

In früher Embryonalzeit verlängert sich der Bulbus arteriosus kopfwärts zu einem langen, unpaaren Stamm, dem oben schon erwähnten Truncus arteriosus. Dieser giebt rechts und links in symmetrischer Reihenfolge eine grössere Zahl von Querästen (Fig. 309 *Ab*) ab, welche je zwischen zwei Kiemenlöchern (*KL*) verlaufen und sich jenseits derselben, nachdem sie zuvor Aeste an den Kopf (Carotiden) abgegeben haben, jederseits zu einem Längsstamme (SS^1) vereinigen. Jene Queräste sind die **Vasa branchialia**, und diese stellen weiter nach hinten zu die Radix dextra und sinistra der Aorta dar (*RA*, *RA*).

Die ursprünglich paarig [1]) entstehende **Aorta** (*A*) ist zeitlebens, durch die ganze Wirbelthierreihe hindurch, das wichtigste arterielle Gefäss des Körpers und zieht als ein starker, unpaarer, beharrlich Zweige abgebender Stamm an der Ventralseite der Wirbelsäule nach rückwärts bis zum Schwanzende, wo sie als Arteria caudalis (*Acd*) endigt.

Auf dem Wege dahin entsprin-

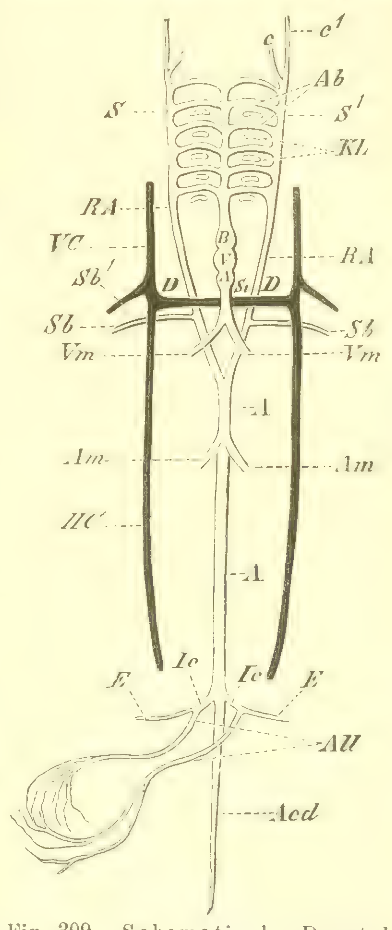


Fig. 309. Schematische Darstellung des embryonalen Gefässsystemes. Von den Venen sind nur die Cardinalvenen und die Ductus Cuvieri dargestellt. *A*, *A* Aorta abdominalis, *RA*, *RA* Radix dextra et sinistra Aortae welche mittelst der Sammelgefässe *S*, S^1 aus den Branchialgefässen *Ab* hervorgehen, *c*, c^1 die Carotiden, *Sb* Arteria subclavia, *KL* Kiemenlöcher, *Si* Sinus venosus, *A* Atrium, *V* Ventrikel, *B* Bulbus arteriosus, *Vm* Venae omphalo-mesentericae, *Am* Arteriae omphalo-mesentericae, *Ic*, *Ic* Arteria iliaca communis, *E*, *E* Arteriae iliacae externae, *All* Allantoisarterien (Art. hypogastricae), *Acd* Arteria caudalis, *VC*, *HC* vordere und hintere Cardinalvenen, die bei Sb^1 die Vena subclavia aufnehmen und dann in die Ductus Cuvieri *D*, *D* confluiren.

---

[1]) Diese paarige Anlage ist von Kupffer bei Ammocoetes, von A. Dohrn bei Selachierembryonen nachgewiesen. Von der Bauchseite treten dann bei letzteren jederseits senkrecht dazu verlaufende Gefässlacunen, die ersten Anlagen der Branchialgefässe, heran. Vom Glossopharyngeusbogen an findet nach vorne zu keine Verschmelzung der beiden Aorten statt, sondern es kommt zu dem unter der Hypophyse sich abschliessenden Circulus cephalicus.

Die Theile des Circulus cephalicus nun, ebenso wie die der eigentlichen Aorta, welche zwischen den in sie einmündenden Branchialgefässen liegen, sind von Hause aus Aortenabschnitte, nicht Theile der Branchialgefässe, deren Hohlraum, wie oben schon bemerkt, mehr oder weniger senkrecht auf die Längsachse der Aorta gerichtet ist.

Allmählich aber treten im Laufe der Ontogenese Verschiebungen, Dehnungen, Verkürzungen etc. ein, wodurch die ursprünglichen Verhältnisse verwischt werden. Immer aber ist zu beachten, dass in jenen Bildungen, die man später als Aortenwurzeln bezeichnet, zweierlei Bildungselemente stecken, insofern das proximale Stück derselben aus der Aorta selbst, das distale aber aus den Branchialgefässen hervorgeht (A. Dohrn).

gen aus ihr die in einer gewissen Entwicklungsperiode wichtigen **Dotterarterien** (Arteriae omphalomesentericae *Am*, *Am*), welche das Blut nach der Oberfläche, d. h. nach der Peripherie des Dotters führen, allwo der Gasaustausch, d. h. die Athmung, stattfindet (Fig. 310 *R. Of. A*, *L. Of. A*).

Ist dieses geschehen, so kehrt das oxydirte Blut durch die **Dottervenen** (Venae omphalomesentericae *R. Of*, *L. Of*) zurück, und ehe dasselbe in den Sinus venosus (*SV*) des Herzens einströmt, mischt sich mit ihm das venöse Blut der **Ductus Cuvieri** (Fig. 309, 310 *D* und *DC*).

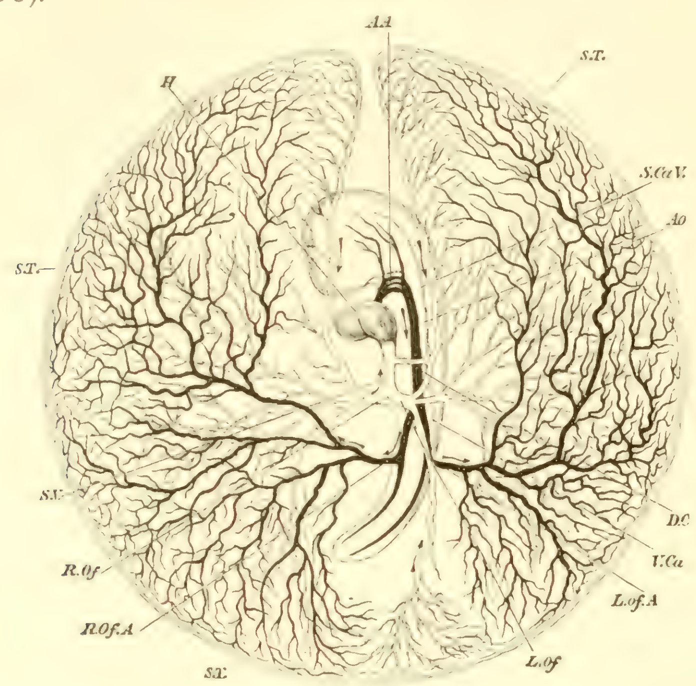


Fig. 310. Schema des Gefässsystems des Dottersackes vom Hühnchen am Ende des dritten Brüttages. Nach Balfour. *H* Herz, *AA* zweiter, dritter und vierter Aortenbogen; der erste ist in seinem Mittelstück obliterirt, setzt sich aber von seinem proximalen Ende aus in die äussere, von seinem distalen Ende aus in die innere Carotis fort; *AO* Rückenaorta; *L.Of.A* linke, *R.Of.A* rechte Dotterarterie; *S.T* Sinus terminalis; *L.Of* linke, *R.Of* rechte Dottervene; *SV* Sinus venosus; *DC* Ductus Cuvieri; *S.Ca.V* obere, *V.Ca* untere Cardinalvene. Die Venen sind in doppelten Contouren angegeben, die Arterien schwarz. Die ganze Keimhaut ist vom Ei abgelöst und in der Ansicht von unten dargestellt. Daher erscheint rechts, was eigentlich links ist, und umgekehrt.

Diese transversell verlaufenden Blutbahnen entstehen aus dem Zusammenfluss der vorderen und hinteren **Cardinalvenen**, d. h. zweier grosser Blutbahnen, welche das venöse Blut aus dem Wolff'schen Körper, dem Kopf und den Körperdecken aufnehmen (Fig. 309 *VC*, *HC*, Fig. 310 *S.CaV*, *V.Ca*).

Gegen das hintere Rumpfende zu entspringen aus dem Aortenstamm die zwei mächtigen Wurzeln der **Allantoisarterien**. Diese wichtigen Gefässe verzweigen sich, ihrem Namen entsprechend, auf

der *Allantois*, d. h. auf dem embryonalen Harnsack, der, wie wir bereits in der Einleitung constatirt haben, aus einer Ausstülpung des primitiven Enddarmes hervorgeht. Indem die Allantois nun weiter und weiter auswächst, legt sie sich der inneren Fläche der Eischale an und dient, da letztere vermöge ihrer Porosität den Durchtritt der äusseren Luft gestattet, zu einer gewissen Fötalperiode als wichtiges *Athmungsorgan*.

Damit befinden sich die Kreislaufsverhältnisse des Fötus immer noch in einem Stadium der Indifferenz, d. h. *es sind von hier an noch drei Wege der Weiterentwicklung möglich.*

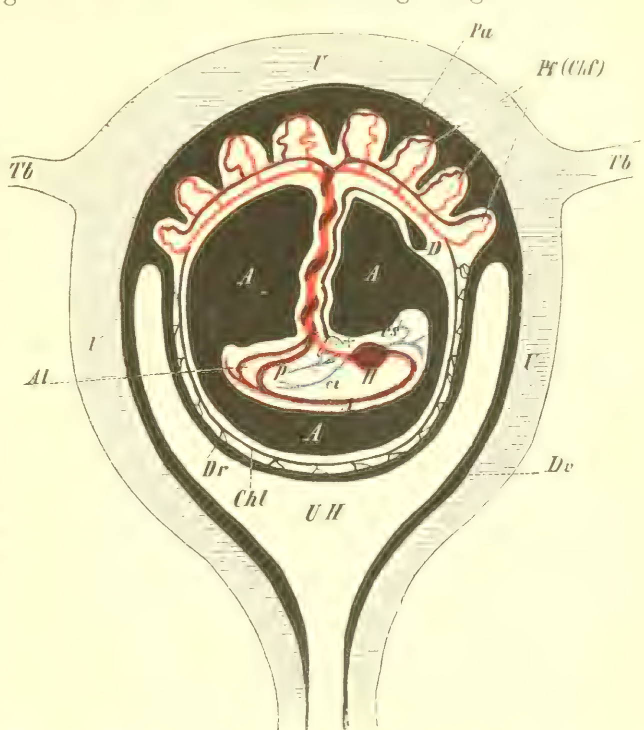


Fig. 311. *Schematisches Durchschnittsbild durch den schwangeren Uterus des Menschen.* *U* Uterus, *Tb*, *Tb* Tuben, *UH* Uterushöhle, *Dv* Decidua vera, welche bei *Pu* zur Placenta uterina wird, *Dr* Decidua reflexa, *Pf* Placenta foetalis (Chorion frondosum), *Chl* Chorion laeve, *A*, *A* die von einer Flüssigkeit erfüllte Höhle des Amnion. Innerhalb befindet sich der an der Nabelschnur hängende Embryo. *H* Herz, *Ao* Aorta, *ci* und *cs* Vena cava inferior und superior, *p* Vena portarum, *Al* Allantoisarterien (Art. umbilicalis), † die von der Vena umbilicalis durchsetzte Leber, *D* das rudimentäre Dotterbläschen.

Entweder verlässt jetzt der Embryo das Ei und bedient sich als Wasserbewohner (**Anamnia**) seiner Branchialgefässe, wird also **kiemenathmend** und verwendet seine gesammte Allantois zur definitiven Harnblase (Amphibien), oder aber er wird, bei terrestrischer Lebensweise (**Sauropsiden**), ein **Lungenathmer**, erfährt dementsprechend eine Modification, beziehungsweise eine Reduction seiner Branchialgefässe und seiner Allantois, welch letztere sich sogar ganz zurückbilden und schwinden kann (*gewisse Reptilien, alle Vögel*).

Die dritte Möglichkeit endlich ist die, dass der Embryo noch längere Zeit ein *intrauterines Leben* führt und dass seine Allantoisgefässe, unter Bildung der sog. **Chorionzotten**, in die Uteruswand einwuchern, um dort die innigsten, auf den Gasaustausch und auf die fötale Ernährung berechneten Beziehungen zu dem mütterlichen Gefässsystem zu gewinnen. Kurz, es kommt zur Bildung eines **Placentarkreislaufes.** (Vergl. das Capitel, das über den Connex zwischen Mutter und Frucht handelt.)

Diese höchste Entwicklungsstufe erreichen die Embryonen der Säugethiere mit Ausnahme der Monotremen und Marsupialier, und aus diesem Grunde stellt man diese beiden letztgenannten Gruppen als **Aplacentalia** den übrigen Säugethieren als den **Placentalia** gegenüber.

Der intraabdominale Rest des Allantoisganges, welcher zugleich als Träger der Umbilicalgefässe fungirte (der sogenannte Urachus), wird später zu einem soliden, bindegewebigen Strang (Ligamentum vesicale medium). Der ausserhalb des Fötus gelegene Abschnitt geht völlig zu Grunde.

Die Branchialgefässe kommen als solche bei den Mammalia so wenig wie bei den Sauropsiden in irgend einer Entwicklungsperiode zu physiologischer Verwendung, sondern werden, so weit sie keinen gänzlichen Schwund erfahren, zu wichtigen Blutbahnen des Halses, des Kopfes (Carotiden), der oberen Thoraxgegend (Subclavia), des Lungenkreislaufes (A. pulmonalis) und zu der paarigen bezw. unpaaren Aortenwurzel.

Was die Zahl der Branchialgefässe anbelangt, so handelt es sich für alle Vertebraten ursprünglich um sechs Arterienbögen, von welchen die beiden ersten, der Kiefer- und Hyoidbogen, fast immer frühzeitig zu Grunde gehen; nur bei Lepidosteus und Polypterus persistirt der zweite derselben. Die übrigen, der dritte bis sechste Bogen, persistiren sämmtlich bei den Knochenganoiden, Dipnoërn, Teleostiern und bei einigen Amphibien; bei anderen Amphibien geht aber der fünfte Bogen am Schluss des Larvenlebens gänzlich zu Grunde, und dasselbe ist auch bei allen Amnioten schon während des Fötallebens der Fall. Das dritte Bogenpaar wird bei den Amphibien sowie bei den Amnioten zu den Carotiden, das vierte Bogenpaar (oder — bei Vögeln und Säugethieren — nur der eine Bogen des vierten Paares) bildet die Aorta, das sechste bei allen Wirbelthieren (mit Ausnahme von Lepidosteus und den Teleostiern, bei welchen ein der Lungenarterie der übrigen entsprechendes Gefäss fehlt) die Lungenarterien (Boas).

Das Herz und seine Gefässe.

Fische.

Während dem Amphioxus ein differenzirtes Herz, im Sinne der übrigen Vertebraten, abgeht, ist es bei den eigentlichen Fischen gut entwickelt und liegt weit vorne in der Rumpfhöhle, gleich hinter dem Kopf[1]). Stets ist das Herz nach einem und demselben Grundtypus gebaut, wie ich ihn oben geschildert habe. Man unterscheidet also eine Kammer (Fig. 312 A, *V*) und eine Vorkammer, welch letztere aus einem, aus dem Zusammenfluss der beiden Ductus Cuvieri hervorgehenden Sinus venosus das Blut aufnimmt und sich seitlich zu den sog. Herzohren (Auriculae cordis) ausbuchtet (Fig. 312 *A*, *A*). Entsprechend der verschiedenen physiologischen Aufgabe der beiden Abtheilungen besitzt der Vorhof eine schwächere, der Ventrikel dagegen durchweg eine stärkere, nach innen netzartig, oder

[1]) Wegen der vom Amphioxus bis zu den Cyclostomen fehlenden Zwischenstufen lässt sich nicht sicher bestimmen, in welcher Weise sich zuerst bei den Vertebraten ein eigentliches Herz als Hauptmotor im Gefässapparat entwickelt hat.

auch mit grösseren Balken (Trabeculae cordis), vorspringende Muskulatur, eine Regel, die für die ganze Thierreihe gilt (Fig. 312 C, *A*).

An der Verbindungsstelle zwischen Kammer und Vorkammer, am sog. Ostium atrio-ventriculare, findet sich ein Klappenapparat (Valvulae atrio-ventriculares), von welchen später wieder die Rede sein wird (Fig. 312, C, *a*, *a*). Ein zweiter Klappenapparat existirt im Truncus arteriosus (Fig. 312 C, *Ca*, *b*). Am zahlreichsten sind die Klappen des Conus arteriosus bei Selachiern und Ganoiden entwickelt, allein es macht sich bei den am meisten nach

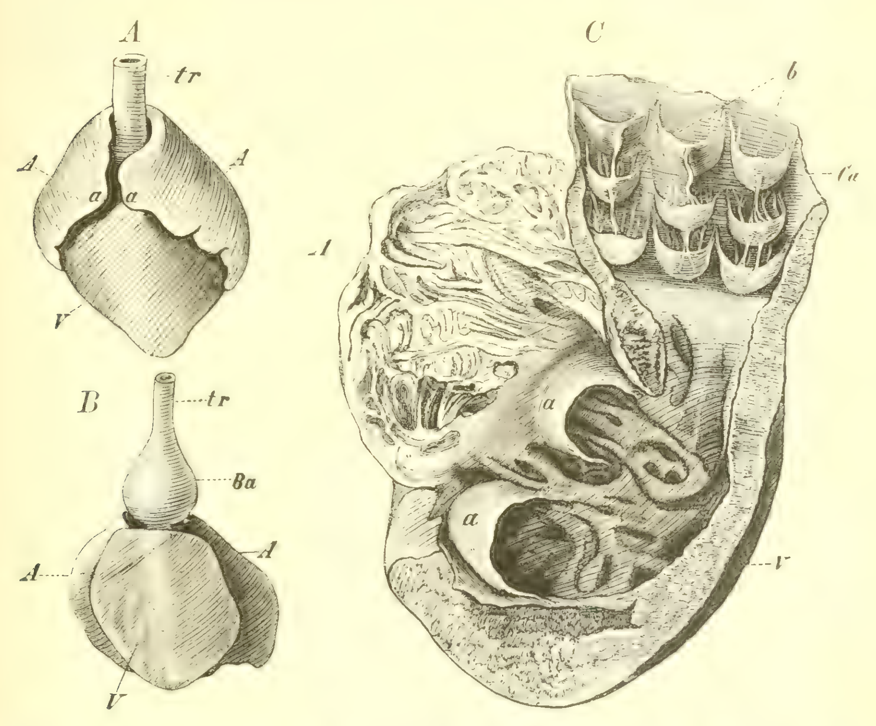


Fig. 312. **Verschiedene Fischherzen. A** vom Hammerhai, **B** vom Welse (Silurus glanis), **C** Herz eines Haifisches, aufgeschnitten. *A*, *A* Atrien, *a a* Auriculae cordis, *V* Ventrikel, *Ba* Bulbus arteriosus, *tr* Truncus arteriosus. In **C** bedeuten *a*, *a* die Atrioventricularklappen, *b* Klappen des Conus arteriosus (*Ca*).

rückwärts, also gegen den Ventrikel zu, liegenden Klappen bereits da und dort das Bestreben geltend, einen Rückbildungsprocess einzugehen. Nur die vorderste Klappenreihe wird hiervon nicht ergriffen, und diese ist es denn auch, welche der einzigen, zwischen Ventrikel und Bulbus liegenden Klappenreihe der Teleostier entspricht. Hand in Hand damit hat auch der Conus arteriosus der Teleostier eine mehr oder weniger starke Rückbildung erfahren, sodass der Bulbus arteriosus häufig direct an den Ventrikel stösst (Fig. 312 B, *Ba*).

Das Herz der Fische führt nur venöses Blut und wirft dieses durch die Kiemenarterien (Fig. 313 *a*) in die Kiemencapillaren (*R*), von wo es, nachdem die Oxydation stattgefunden

hat, durch die Kiemenvenen wieder ausgeführt wird (Fig. 313 *b*). Wie sich dann aus diesen die Wurzeln der Aorta bilden, wurde oben schon erläutert[1]).

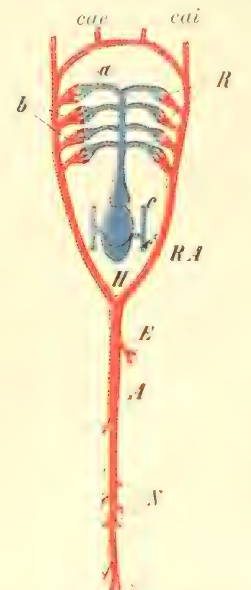


Fig. 313. Schematische Darstellung des arteriellen Gefässsystems der Fische. *H* Herz, *c*, c^1 vordere und hintere Cardinalvene, *a* Kiemenarterien, *R* Capillarnetz der Kiemengefässe, *b* Kiemenvenen, *ce* Circulus cephalicus, *RA* Radix Aortae, *A* Aorta abdominalis, *E* Eingeweidearterie, *N* Nierenarterien.

Nachdem ich im Vorstehenden eine allgemeine Uebersicht über das Fischherz gegeben habe, lasse ich nun eine specielle Schilderung der bei den einzelnen Hauptgruppen der Fische waltenden Verhältnisse folgen. Ich werde dabei in den wesentlichsten Punkten der ausgezeichneten Darstellung C. Röse's folgen und dessen Arbeit auch meiner Schilderung der Klappenverhältnisse des Herzens der übrigen Wirbelthiere zu Grunde legen. Zugleich verweise ich auf die den peripheren Kreislauf versinnlichenden Abbildungen.

Cyclostomen.

Bei **Petromyzonten** wird der rechte Ductus Cuvieri lediglich durch die Vena jugularis und V. cardinalis gebildet. In den linken Ductus Cuvieri mündet ausserdem noch die bald paarige, bald unpaare Vena jugularis inferior, ein nur bei Fischen sich findendes Gefäss, das sein Blut von den Muskeln der Kiemengegend, vom Zungenbeine und dem unteren Theil des Kiemendeckels bezieht; ausserdem nimmt es noch einige Venae branchiales und nutritiae der Kiemenbögen auf.

Die Lebervenen münden bei Petromyzon noch nicht direct in die Mitte des Sinus venosus, sondern ergiessen ihr Blut in einem Stamme oder zu zwei Stämmen vereint in den linken Ductus Cuvieri.

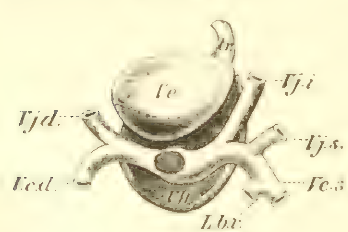


Fig. 314. Herz von Petromyzon marinus von vorn. Natürliche Grösse. Der Ventrikel ist in der Figur in die Höhe gezogen worden, um den zwischen ihm und dem Vorhof eingebetteten Sinus venosus zu zeigen. *Vc* Ventrikel, *Vh* Vorhof, *tr* Truncus arteriosus, *V.c.d* Vena cardinalis dextra, *Vcs* Vena cardinalis sinistra, *Lb.v* Lebervene, *V.j.d* Vena jugularis dextra, *V.j.s* Vena jugularis sinistra, *V.j.i* Vena jugularis inferior.

Bei **Myxinoiden** findet eine Störung der Symmetrie insofern statt, als nur der linke Ductus Cuvieri völlig entwickelt ist, während an der Stelle des rechten der unpaare Stamm der Vena jugularis inferior verläuft. Von den beiden Venae cardinales (Venae vertebrales posteriores) ist die rechte ein schwaches Gefäss, das mit der linken in Verbindung tritt. Somit ergiesst sich das ganze Blut der hinteren Körperhälfte in den linken Ductus Cuvieri. Die Lebervenen münden mit zwei Stämmen direct in den Sinus venosus.

[1]) Herzvenen finden sich bei Selachiern, Ganoiden und Teleostiern. Sie münden in der Tiefe des Sinus venosus, in der Nähe der Sinusklappen. Ihre Mündung ist bald paarig, bald unpaar. Die Herzarterien sind viel schwerer nachzuweisen.

Die Mündung des letzteren wird, wie bei Petromyzon, von zwei, fast ganz horizontal liegenden, dünnhäutigen Klappen eingefasst.

Selachier und Teleostier.

Bei **Selachiern** liegt der Sinus venosus in Gestalt eines querovalen Sackes frei an der Unterseite des Vorhofes und ist hier mit dem Herzbeutel eng verwachsen. In die im Wesentlichen von den Venae cardinales et jugulares componirten Ductus Cuvieri mündet auch noch die hier zum erstenmal als selbständiges Gefäss auftretende Vena subclavia, sowie jederseits noch eine Vena epigastrica oder Seitenvene, welche ihr Blut hauptsächlich aus den Leibesdecken bezieht. Die bei Petromyzon unpaar vorhandene Vena jugularis inferior tritt bei Selachiern doppelt auf und mündet jederseits in die Ductus Cuvieri. Die Lebervene mündet mit zwei gesonderten Oeffnungen direct in den Sinus venosus ein. Die Sinusklappen stehen bei Selachiern sagittal, sodass man von einer Valvula dextra und sinistra sprechen kann; die sonst im Atrium der Fische reichlich vorhandenen Musculi pectinati fehlen im Bereich jener Klappen, rings um dieselben aber bilden sie starke Lagen und fungiren als Spannmuskeln („Septum spurium") für die Klappen (Röse).

Fig. 315. Herz von Acanthias vulgaris von hinten. Natürliche Grösse. Nach C. Röse. Der obere Vorhofstheil ist abgelöst und zurückgeschlagen, um den Einblick ins Innere desselben zu gewähren. *D.C.d* Ductus Cuvieri dexter, *D.C.s* Ductus Cuvieri sinister. *V.a.d* und *V.a.s* Rechte und linke Sinusklappe. *O.a.v* Ostium atrio-ventriculare commune. *Co* Conus arteriosus, *tr* Truncus arteriosus. *1.a*, *2.a*, *3.a*, *4.a*, 1., 2., 3., 4. Kiemenarterie.

Der Sinus venosus der **Teleostier** verhält sich ähnlich wie der der Selachier; bezüglich der in ihn einmündenden Venenstämme jedoch herrschen grosse Verschiedenheiten. Am constantesten sind die beiden Ductus Cuvieri, doch handelt es sich oft um Asymmetrieen zwischen rechts und links. Zwei bis vier Lebervenen münden mit getrennten Oeffnungen in den Sinus; Venae epigastricae fehlen meist; dagegen sind die V. jugulares inferiores gut entwickelt, bald doppelt, bald zu einem Stamm vereint. Im ersteren Fall mündet je eine in einen Ductus Cuvieri, im letzteren direct in den Sinus venosus[1]).

Die Sinusklappen, stets unter der Herrschaft der bei den Selachiern schon erwähnten Spannmuskeln, stehen bald schräg, bald horizontal. Was die Atrio-Ventricularklappen der Fische betrifft, so entstehen sie ursprünglich in Form zweier ächter Taschenklappen durch Wucherung des Endocards. Dies ist so zu verstehen, dass die einander entgegenstehenden soliden Endocardpolster — und

[1]) Nicht immer geht das gesammte Venenblut durch den Sinus venosus. In manchen Fällen, wie z. B. beim Aal, treten viele kleine Gefässe durch den Herzbeutel hindurch direct in den Vorhof. Dasselbe gilt auch für Acipenser.

dies gilt für alle Vertebraten — durch den Blutstrom von der Ventrikelseite her ausgehöhlt werden.

Bei Cyclostomen, Teleostiern und Selachiern lassen sich die Klappen als obere und untere bezeichnen. Bei den Ganoiden wird durch Aufrichtung des Vorhofs die obere zu einer ventralen, die untere zu einer dorsalen Klappe. Letztere zerfällt in mehrere kleine Taschenklappen, bei Polypterus und Amia in drei, bei Lepidosteus in fünf. Zwischen je zwei Klappen springt die Ventrikelmuskulatur leistenartig vor, und von diesen Leisten gehen strahlenartig Muskelfäserchen aus, die sich in der Tiefe der unter den einzelnen Klappen befindlichen, nischenartigen Hohlräume an die hinteren unteren Flächen der Taschenklappen inseriren.

Ganoiden.

Bei **Knorpelganoiden** (eine genauere Untersuchung thut noth) findet sich an der Einmündung des Sinus ins Atrium ein Klappenring, bestehend aus zwei Hälften, von denen die eine vier, die andere fünf

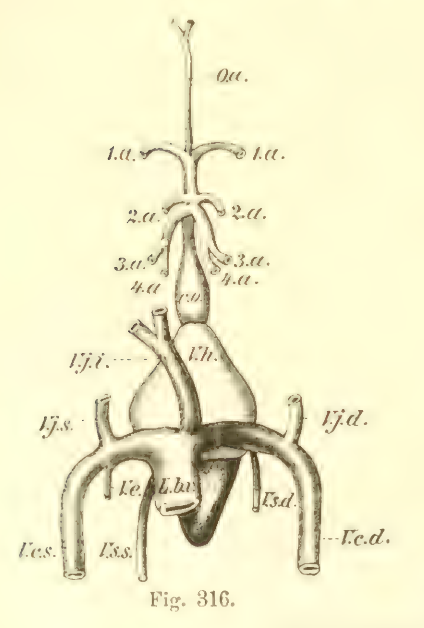


Fig. 316.

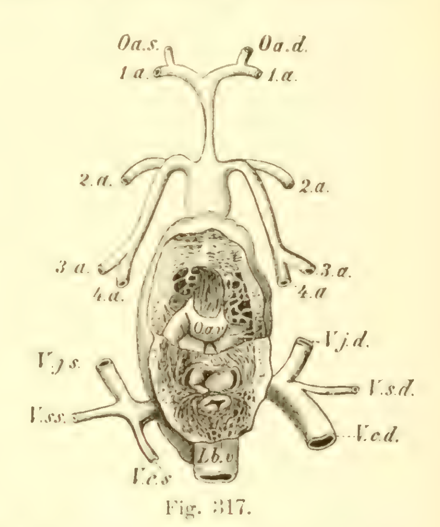


Fig. 317.

Fig. 316. Herz von Lepidosteus huronensis. Natürliche Grösse. Nach C. Röse. Hintere Ansicht. *V.s.s* Vena subclavia sinistra. *V.s.d* Vena subclavia dextra. *V.c* Vena epigastrica. *Oa* Operculararterie. Sonst wie Fig. 314, 315 und 317.

Fig. 317. Herz von Polypterus Bichir. Natürliche Grösse. Nach C. Röse. Hintere Ansicht. Ein Theil des Vorhofs zurückgeschlagen. Man sieht im Innern das Ostium atrio-ventriculare. Davor die beiden Mündungen der Lebervene, welche von warzenähnlichen fibrösen Wülsten eingefasst sind. Die schlitzförmigen Oeffnungen der beiden Ductus Cuvieri in den Vorhof sind zu beiden Seiten der vorderen Lebervenenmündung zu sehen und von feinen klappenartigen Membranen eingefasst. Der rechte Ductus Cuvieri ist stärker entwickelt als der linke. *Oa.s* und *Oa.d* Linke und rechte Operculararterie.

Taschen besitzt, und welche durch starke Chordae an die Vorhofsmuskulatur befestigt sind (Acipenser). Bei Spatularia existiren zwei Sinusklappen.

Bei den **Knochenganoiden** ergeben sich bezüglich des Sinus venosus grosse Abweichungen von dem bisherigen Typus sowohl als auch untereinander.

Bei Amia ist, ähnlich wie bei Teleostiern, der Sinus noch einheitlich und besitzt an seiner Mündung zwei querverlaufende Klappen. Die Venae subclaviae münden, wie die beiden asymmetrisch entwickelten Lebervenen direct (mit getrennten Oeffnungen) in den Sinus. Die Venae jugulares inferiores sind paarig vorhanden. Wie bei den übrigen Knochenganoiden findet sich das Atrium nicht mehr genau hinter dem Ventrikel, sondern es ist in die Höhe gewandert; dem entsprechend liegt der Sinus venosus jetzt nicht mehr unter dem Vorhof, sondern ist auf die hintere Wand desselben emporgetreten.

Bei Lepidosteus mündet der rechte Ductus Cuvieri gesondert ins Herz und stellt somit einen Nebensinus dar; der Hauptsinus wird gebildet vom linken Ductus Cuvieri, welcher ausser den gewöhnlichen Venen noch eine unpaare Vena epigastrica aufnimmt. Ausserdem wird der Hauptsinus gebildet von der einheitlichen Lebervene und der ebenfalls unpaaren Vena jugularis inferior. Somit handelt es sich beim Lepidosteus um einen doppelten Sinus venosus. Die Mündung jedes Sinus ist durch zwei Klappen charakterisirt.

Noch weiter differenzirt treffen wir den Sinus venosus bei Polypterus, wo er im Wesentlichen von der Lebervene gebildet wird. Diese ist als dicker einheitlicher Stamm vorhanden, mündet jedoch ins Atrium mit zwei gesonderten Oeffnungen. Die beiden Ductus Cuvieri münden jederseits getrennt ins Atrium. An Stelle der Sinusklappen findet man einen Kranz von warzenförmigen, knotigen Gebilden, welche an ihrer Basis durch sehnige Fädchen mit der Vorhofsmuskulatur in Verbindung stehen. Diese Verhältnisse erscheinen bei Amia und Lepidosteus bereits vorgebildet, und sind im Sinne einer allmählich sich anbahnenden Rückbildung der freien Ränder der Sinusklappen zu deuten. Die (wie bei der Entstehung der Atrioventricularklappen) secundär zur Klappenbildung verwendeten Muskelbündel des Vorhofs werden dabei mehr oder weniger bindegewebig zu jenen, die Knötchen mit der Herzwand verbindenden Fädchen (Chordae) umgewandelt.

Bei Polypterus fehlen die Venae jugulares inferiores.

Dipnoi.

Auch bei den Dipnoërn liegt das Herz weit vorne im Cölom, gegen den Kopf zu, allein es zeigt entsprechend der hier neben der Lungenathmung bestehenden Kiemenathmung schon eine höhere, zwischen die Fische (Selachier) und Amphibien eingeschobene Entwicklungsstufe. In Anpassung an diese Verhältnisse zerfällt das Atrium durch das Auftreten eines Septums in zwei Abtheilungen, und der Sinus venosus kommt von den Dipnoërn an bei allen ein Septum atriorum besitzenden Wirbelthieren stets rechts von diesem zu liegen, mündet also in den rechten Vorhof.

Der Conus arteriosus ist spiralig gedreht, besitzt bei Ceratodus acht Querreihen von Klappen und beginnt sich ebenfalls in zwei Abtheilungen zu trennen. Dies ist bei Protopterus vollends erreicht, sodass also hier zwei Blutströme, ein arterieller und ein venöser, nebeneinander hergehen (Fig. 318 *b*, *a*). Ersterer

führt das Lungenvenenblut, welches von dem linken Atrium in die linke Abtheilung des Ventrikels und von hier in die beiden vordersten Kiemenarterien eingetrieben wird (Fig. 318, *I, II*))[1]). Der venöse Strom dagegen stammt aus der rechten Abtheilung des Ventrikels und gelangt, nachdem das Blut in der dritten und vierten Kiemenarterie durchgeathmet ist, durch die entsprechenden Kiemenvenen in die Aortenwurzeln (*III, IV*, 3, 4, *RA*). Aus der hintersten Kiemenvene entspringt, wie Hyrtl bei Lepidosiren und W. N. Parker bei Protopterus gezeigt haben, jederseits die zur Lunge führende Arteria pulmonalis[2]) (Fig. 318 *Ap*), sodass also hier das Blut noch einmal durchgeathmet wird, bevor es durch die Lungenvenen zum Herzen, d. h. zum linken Vorhof, zurückströmt.

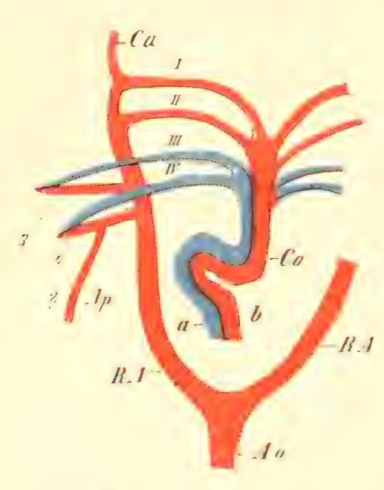


Fig. 318. Schematische Darstellung des Kiemenkreislaufs von Protopterus. *Co* Conus arteriosus, welcher in zwei Abtheilungen *a* und *b* zerfällt. Durch *b* strömt rein arterielles Blut in die beiden vordersten Kiemenarterien *I* und *II*; durch *a* rein venöses in die beiden hintersten Kiemenarterien *III* und *IV*. *3* und *4* deuten die Kiemenvenen resp. die Kiemencapillarität an. *Ap* Rechte Arteria pulmonalis, *RA* Radix Aortae, *Ao* Aorta, *Ca* Carotis.

Bei **Protopterus** zeigt der Sinus venosus eine ganz besondere Ausdehnung in der Längsrichtung. Der eigentliche Sinus beginnt in der Gegend der spindelartigen Erweiterung der Vena cava und ist mit dem starkfibrösen Herzbeutel auf seiner ganzen Rückfläche verwachsen. Etwa in der Mitte seiner Länge nimmt der Sinus die Ductus Cuvieri auf, nachdem letztere schon ausserhalb des Pericards durch die zusammentretenden Venae cardinales, subclaviae und die hier wieder paarig vorhandenen Venae jugulares gebildet worden sind.

Die an der Einmündungsstelle des Sinus liegenden zwei Klappen sind rudimentär und reichen nicht aus, um bei der Systole des Vorhofs einen Abschluss gegen den Sinus zu bewirken. Diese Function übernimmt in ergänzender Weise ein anderes Gebilde, welches nur bei den Dipnoërn sich findet. Es ist dies ein faserknorpeliger Wulst, welcher an der hinteren unteren Grenze zwischen Atrium und Ventrikel, unterhalb der Sinusmündung, entspringt, kuppelförmig in den Vorhof vorragt und sich dann, spitz keilförmig zulaufend, in den Ventrikel hinein erstreckt, denselben unvollständig in zwei Räume sondert und sich an seiner Spitze mit dessen Muskulatur durch fächerförmig sich vereinigende Muskelfasern in Verbindung setzt. Die morphologische Bedeutung dieses Wulstes, welcher sich bei der Systole der Ventrikel auch am Abschluss des letzteren gegen das Atrium betheiligt, liegt nicht klar, wahrscheinlich aber ist derselbe aus einer Umwandlung der Atrioventricularklappen entstanden.

---

[1]) Bei Ceratodus entspringt aus der vordersten Kiemenarterie ein Gefäss, welches mit der A. lingualis der Amphibien direct zu vergleichen sein soll (W. B. Spencer).

[2]) Die linke Art. pulmonalis versorgt die ventrale, die rechte die dorsale Lungenfläche.

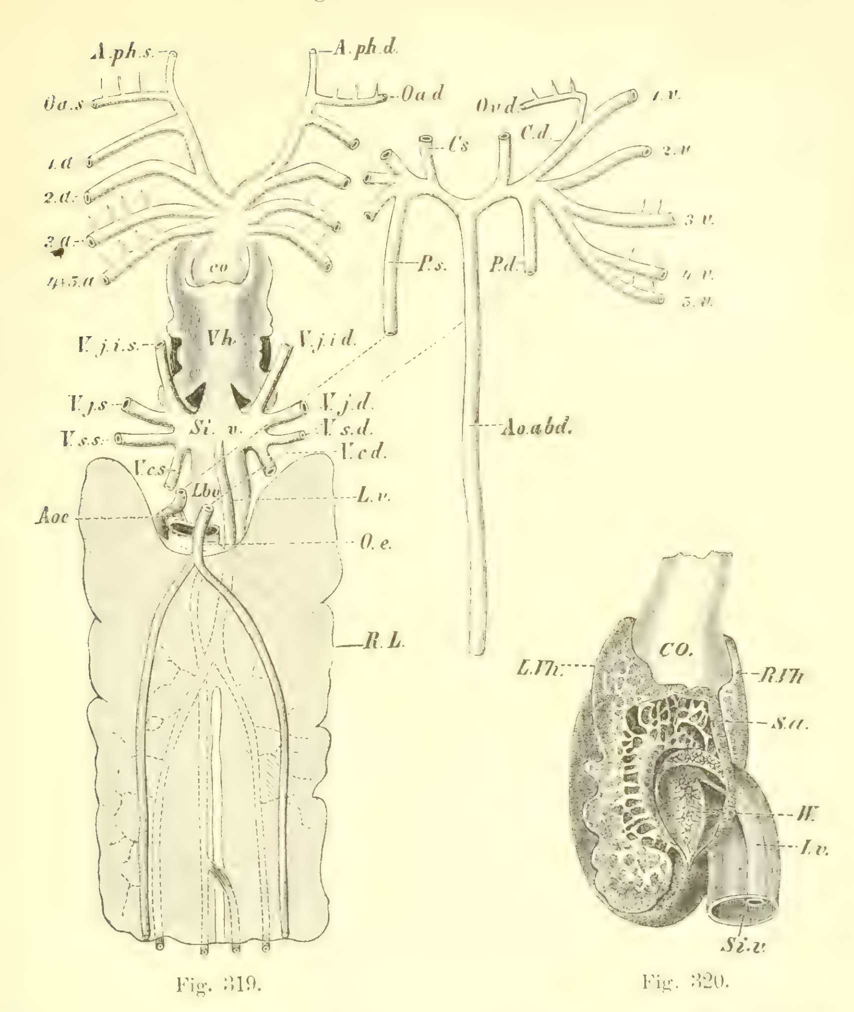


Fig. 319. Herz von Protopterus annectens mit einem Theil der Schwimmblase und dem Kiemenvenenplexus. Letzterer ist nach rechts verschoben. Natürliche Grösse. Nach C. Röse. Die beiden ersten Kiemenarterien *1.a*, *2.a* gehen direct in die betreffenden Kiemenvenen *1.v*, *2.v* über, ohne sich vorher in die reducirten Kiemenblätter der betreffenden Bögen zu verzweigen. Von den beiderseitigen Opercularartérien geht noch jederseits eine Arteria pharyngea ab (*A.ph.s*, *A.ph.d*), welche sich in der Muskulatur und dem Bindegewebe des Gaumens verzweigt. Aus der vierten Kiemenarterie entwickeln sich zwei Kiemenvenen (*4.v* und *5.v*). Sämmtliche Kiemenvenen vereinigen sich jederseits zu einem gemeinsamen Stamme. Die vierte giebt jederseits an ihrer Mündungsstelle die Lungenarterien ab. Der complicirte Verlauf der linken Arterie um den Oesophagus ist in der Figur sehr deutlich zu sehen. *A.oc* Arteria oesophagea, *C.s* und *C.d* Carotis sinistra und dextra, *Ov.d* Rechte Opercularvene.

Fig. 320. Herz von Protopterus annectens. Ansicht von der linken Seite. Ein Theil der Vorhofswand ist entfernt. Natürliche Grösse. Nach C. Röse. Man sieht den fibrösen Wulst *W*; ferner die beiden Lungenvenenklappen, von denen die rechte sehr gross, die linke ziemlich unbedeutend und unter der ersten verborgen ist. *Si.v* Sinus venosus, *L.Vh* und *R.Vh* Linker und rechter Vorhof, *S.a* Septum atriorum, *Co* Conus arteriosus, *Lv* Lungenvene, welche anfangs auf der Dorsalseite der Lebervene verläuft (vergl. Fig. 319), dann in die Wand des Sinus venosus förmlich einsinkt, sodass sie innerhalb desselben, wie dies aus der Figur ersichtlich ist, zu liegen kommt.

Eigentliche Atrioventricularklappen sind bei Dipnoërn nicht vorhanden. Die ventrale wird ersetzt durch den scharfen Rand zwischen Conus arteriosus und Ventrikeleingang. Die dorsalen Klappen der Ganoiden sind bei den Dipnoërn umgebildet zu dem eben erwähnten faserknorpeligen Wulst, welcher bei der Systole gegen den scharfen Conusrand angedrückt wird und so das Atrioventricular-Ostium verschliesst.

Bei **Ceratodus** scheint es sich um ganz ähnliche Verhältnisse zu handeln (vergl. W. B. Spencer).

Jener faserknorpelige und fibröse Wulst, sowie die sich an denselben anschliessende, grosse Lungenvenenklappe [1]) haben an der Scheidung des Vorhofs der Dipnoër den Hauptantheil; das eigentliche Vorhofsseptum tritt demgegenüber sehr in den Hintergrund. Dasselbe entspringt hinten und oben, ziemlich genau in der Mittellinie des Atriums, und besteht aus mehreren stärker ins Vorhoflumen einspringenden und vorne durch eine sichelförmige Leiste verbundenen Muskelbalken, welche rechts und links mit den übrigen Muskelbalken des Vorhofs direct zusammenhängen. Eine bedeutende Rolle an der Scheidung des Lungenvenen- vom Körpervenenblut kann dieses eigentliche Septum atriorum nicht spielen. Principiell aber ist dasselbe hochwichtig, weil die fernere Entwicklung des Herzens bei höheren Vertebraten gerade daran anknüpft, während der fibröse Wulst und die Klappen der Lungenvene nicht fortvererbt werden.

Amphibien.

Mit Ausnahme der Gymnophionen, wo das Herz weit nach hinten rückt, finden wir es bei allen übrigen Amphibien noch sehr weit vorne im Thorax, ventral von den ersten Wirbeln, gelagert.

Die Einmündungsstelle des Sinus rückt bei Amphibien nicht allein noch weiter an der Hinterfläche des Vorhofs hinauf, sondern der Sinusraum, welcher bisher völlig ausserhalb lag, beginnt sich in das Lumen des rechten Vorhofs einzustülpen. Dies ist bei Anuren ungleich stärker ausgesprochen als bei Urodelen. Von unten her mündet die V. cava inferior ein, und diese nimmt die Lebervenen [durch eine Haupt- und Nebenmündung] auf.

Bei den Urodelen liegt die von zwei typischen Klappen begrenzte, spaltförmige Sinusmündung dicht neben dem Vorhofsseptum. An der unteren Klappencommissur ist der Spannmuskel sehr kurz, an der oberen äusseren dagegen entspringt, ähnlich wie bei Fischen, der von nun an einzige Spannmuskel als ein verstärkter Vorhofstrabekel und läuft an der hinteren Vorhofswand in die Höhe, wo er sich dann im Netzwerk der übrigen Vorhofsmuskulatur verliert. — Ueber die Herzvenen und -Arterien ist bei Anuren bis dato nichts Sicheres bekannt; bei Cryptobranchus japon. sind erstere nachgewiesen.

Das Septum atriorum ist schon sehr gut ausgebildet und

---

[1]) Die Lungenvene mündet nicht direct in den Vorhof; ihre Mündung ist von zwei ungleich grossen Klappen eingefasst, welche beide Fortsetzungen der Venenwand ins Atrium hinein vorstellen. Durch die Anordnung der rechten (mächtigeren) Klappe wird das Blut gezwungen, nach unten und vorne direct gegen das Ostium atrioventriculare abzufliessen.

scheidet die beiden Vorhöfe nahezu vollständig voneinander. Bei Urodelen und Gymnophionen ist es immer mehr oder weniger durchlöchert. Es handelt sich um ein Maschenwerk durchflochtener Muskelbündel, ähnlich wie bei Dipnoërn, nur dass bei Urodelen die Maschen z. Th. durch endocardiale Häutchen ausgefüllt sind.

Bei Anuren ist das Septum atriorum stets solid. Die hier sehr eng sich durchflechtenden Muskelbündel sind auf beiden Seiten von einer ununterbrochenen Endocardschicht überzogen. Dasselbe Verhalten scheint auch schon bei Larven zu bestehen. Da, wo die grossen arteriellen Gefässe der Vorderwand des Atriums anliegen, wird diese eingebaucht (bei Anuren deutlicher als bei Urodelen) und springt als scharfe Leiste ins Lumen vor; aussen dagegen verwachsen die beiden Theile der eingestülpten Wand bindegewebig miteinander, kurz es handelt sich schon um die Anfänge jenes unter dem Namen des Limbus Vieussenii bekannten Gebildes.

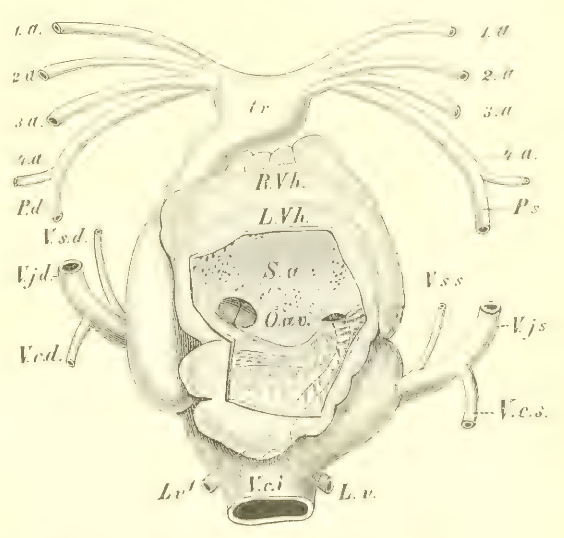


Fig. 321. Herz von Cryptobranchus japonicus. Ventralansicht. Natürliche Grösse. Nach C. Röse. Die vordere Wand des linken Vorhofs ist entfernt. Man sieht das Septum atriorum (*S.a.*) von vielen kleinen Löchern durchbohrt, besonders links oben, ferner sehr schön die Mündung der Lungenvene und das Ostium atrio-ventriculare (*O.av*). (Bezügl. der Bezeichnungen vergl. Fig. 316—320.)

Von Anfang an setzt sich — und das ist sehr bemerkenswerth — das Septum atriorum links vom Limbus Vieussenii an die vordere Vorhofswand an. Dadurch bekommt es bei Batrachiern, wie bei Sauropsiden eine schiefe Richtung von rechts hinten nach links vorn. Zwischen Septum atriorum einerseits, dem Limbus Vieussenii und der mit ihm später sich verbindenden linken Sinusklappe andererseits befindet sich nun ein Raum, um welchen der rechte Vorhof grösser ist als der linke (Spatium intersepto-valvulare).

Bei keinem Amphibium scheidet das Septum die Atrien vollständig. Es endigt scharf bogig über dem Ostium atrio-ventriculare, welches vom Septum gleichsam überbrückt wird. Die beiden Pfeiler jenes Brückenbogens verbinden sich mit den beiden später zu schildernden Atrioventricularklappen.

Bei allen Urodelen existirt eine aus zwei Theilästen entstandene Vena pulmonalis, deren Stamm bald frei (Salamandrinen), bald mit der unteren Hohlvene, resp. dem Sinus venosus (Derotremen, Axolotl) verwachsen getroffen wird. Aehnlich verhält es sich bei Anuren, wo der Endstamm ebenfalls stets einheitlich, wenn auch zuweilen sehr kurz ist. Hier wie dort handelt es sich um eine

schiefe Einmündungsweise in den Vorhof, und darin liegt ein Ersatz für die fehlenden Klappen (im Gegensatz zu den Dipnoërn), da durch die Vorhofssystole bei Amphibien die Wandungen der Vene einfach aufeinandergepresst werden, wodurch der Rückfluss des Blutes verhindert wird. — Diese schiefe Einmündung behält die Lungenvene von nun an immer bei.

Bei den Urodelen stehen die beiden Atrioventricularklappen schief von links hinten nach rechts vorne, bei den Anuren dagegen genau quer, so dass man eine vordere ventrale und eine hintere dorsale unterscheiden kann. Sie sind durch sehnige und z. Th. noch muskulöse Fäden an die Herzwand befestigt. An ihrer Unterfläche ist die Ventrikelwand, ähnlich wie bei Ganoiden, nischenartig ausgebuchtet. Das Septum atriorum überbrückt das Ostium atrioventriculare und verwächst vorne und hinten mit den oberen Flächen der Taschenklappen.

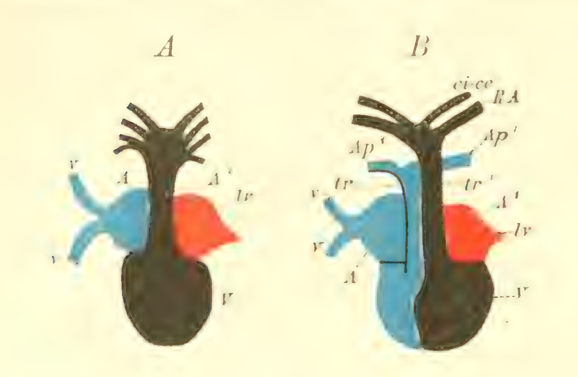


Fig. 322. **A** und **B**. Schema der Blutvertheilung im Urodelen- und Anurenherzen. *A* Rechtes —, *A*[1] linkes Atrium, *V* Ventrikel, *tr* Truncus arteriosus, bei Anuren in zwei Abtheilungen *tr*, *tr*[1] getrennt. Durch *tr* fliesst rein venöses Blut in die Lungenarterien *Ap Ap*[1], durch die Abtheilung *tr*[1] aber strömt gemischtes Blut in die Carotiden *ci* und *ce*, sowie in die Wurzeln der Aorta *RA; lv, lv* bedeuten die Lungen-, *v v* die in das rechte Atrium einmündenden Körpervenen.

Der Ventrikelraum ist unpaar, und weder bei Urodelen noch bei Anuren zeigt sich in seinem Innern eine Spur einer Scheidewand (Fig. 322). Im Allgemeinen besitzt der Ventrikel eine kurze, gedrungene Form, und nur bei Amphiuma, Proteus und den Gymnophionen streckt er sich mehr in die Länge. Nach vorne zu schliesst sich an ihn, wie beim Selachier-, Ganoiden- und Dipnoërherzen, ein Conus und weiterhin ein Truncus arteriosus. Ersterer ist (bei typischer Entwicklung) spiralig gedreht, besitzt eine Querreihe von Klappen an jedem Ende und zeigt eine ins Lumen einspringende Spiralfalte[1]). Dies gilt z. B. für den Axolotl, für Amblystoma, Salamandra, Amphiuma und Siren. Bei anderen, wie z. B. bei Menobranchus, Proteus, Gymnophionen etc., finden sich Rückbildungen, die sich in einer Streckung des Conus, Schwund der Spiralfalte und der einen Klappenreihe äussern.

Bei Anuren erstreckt sich die im Truncus resp. Conus liegende Falte so weit nach hinten, dass gar kein ungetheilter Raum in jenem mehr existirt. Die Folge davon ist, dass die eine Abtheilung der Kiemengefässe, aus welchen die Art. pulmonalis hervorgeht, rein venöses, die andere aber gemischtes Blut führt (Fig. 322 B).

Bezüglich der complicirten Art und Weise, wie diese Scheidung, trotzdem eine Ventrikelscheidewand fehlt, zu Stande kommt, verweise

[1]) Die Spiralfalte ist aus verschmolzenen Klappen hervorgegangen zu denken.

ich auf pag. 514 und 515 der BOAS'schen Arbeit über den Conus arteriosus und die Aortenbögen der Amphibien (vergl. das Literaturverzeichniss).

Wie bei Dipnoërn, so entspringen auch bei Amphibien aus dem (kurzen) Truncus jederseits vier Kiemenarterien, welche sich bei der, einen guten Typus darstellenden Larve von Salamandra folgendermassen verhalten:

Die vordersten drei begeben sich zu ebenso vielen äusseren Kiemenbüscheln, wo sie sich capillär auflösen (Fig. 323, 1, 2, 3). Aus dieser Capillarität gehen drei Kiemenvenen (*I—III*) hervor, welche sich dorsalwärts wenden, um hier zusammenzufliessen und jederseits die Aortenwurzel (*RA*) zu bilden. Die vierte (schwächere) Kiemenarterie geht zu keiner Kieme, sondern zu der aus der dritten Kiemenvene entspringenden Arteria pulmonalis (Fig. 328, 4, *Ap*). Letztere führt also weit mehr arterielles als venöses Blut, und so wird die Lunge der Salamanderlarve ähnlich wie eine Schwimmblase sich verhalten und keiner respiratorischen Function fähig sein.

Fig. 323. Die Arterienbögen einer Salamanderlarve, leicht schematisirt. Nach J. E. V. BOAS. *tr* Truncus arteriosus, *1—4* die vier Kiemenarterien, wovon sich die vierte mit der Arteria pulmonalis (*Ap*) verbindet, *I—III* die entsprechenden Venen. *a*, *a* Directe Anastomosen zwischen der zweiten und dritten Kiemenarterie und Kiemenvene, *ce*, *ci* Carotis externa und interna, † netzförmige Anastomosen zwischen der Carotis externa und der ersten Kiemenarterie (spätere Carotidendrüse), *RA* Radix Aortae, *AO* Aorta. Die Pfeile zeigen die Richtung des Blutstromes an.

Aus der ersten Kiemenvene entspringt medianwärts die Carotis interna (*ci*), lateralwärts die Carotis externa (*ce*)[1].

Letztere ist in ihrem Laufe nach vorwärts durch netzartige Anastomosen (†) mit der benachbarten ersten Kiemenvene (1) verbunden, und aus denselben geht später die als accessorisches Herz fungirende sogenannte Carotidendrüse des erwachsenen Salamanders hervor. Wie ein Blick auf die Figur 323 lehrt, existiren bei *a*, *a* directe Verbindungen zwischen der zweiten und dritten Kiemenarterie und den zugehörigen Kiemenvenen.

Gegen das Ende der Larvenperiode prävalirt die zweite Kiemenvene bedeutend an Stärke, und auch der vierte Arterienbogen ist stärker geworden. Dieser liefert nun, unter gleichzeitiger Reduction der Anastomose mit der dritten Kiemenvene, die Hauptmasse des Blutes für die Lungenarterie, d. h. jenes ist nun weit mehr venös als arteriell. Zuletzt sistirt die Kiemenathmung, und die Folge davon ist, dass die Anastomosen der Gefässbögen nicht mehr durch Capillarität, sondern

[1]) Bezüglich der genaueren Verhältnisse, namentlich hinsichtlich des vordersten Gefässbogens (Arteria hyo-mandibularis), verweise ich auf die Arbeit von F. MAURER. Vgl. auch das Capitel über das Respirationsorgan. (Vgl. auch die Arbeit von F. E. SCHULZE über die inneren Kiemen der Batrachierlarven.)

direct erfolgen (Fig. 324, 2, 3, 4). Schliesslich löst sich die Verbindung zwischen dem ersten und zweiten Gefässbogen, und während jener zum Carotidensystem und dieser zur ausserordentlich starken Aortenwurzel wird (Fig. 324 *ce*, *ci*, *RA*), bleibt zeitlebens eine Anastomose (Fig. 324 †) zwischen dem zur starken Arteria pulmonalis werdenden vierten und dem zweiten resp. dritten Gefässbogen bestehen. Dies ist der **Ductus Botalli.**

Der dritte Bogen unterliegt bezüglich seiner Entfaltung den allergrössten Schwankungen, ja er kann sogar nur einseitig entwickelt sein oder auch ganz fehlen.

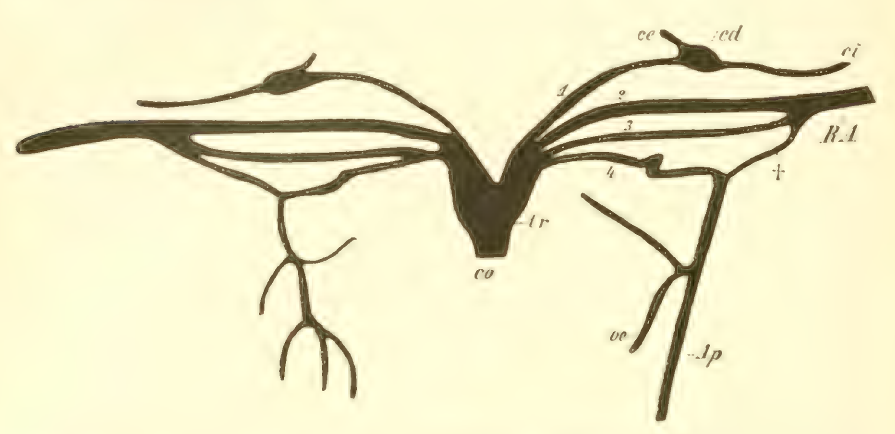


Fig. 324. Arterienbogen einer entwickelten Salamandra maculosa, ausgebreitet. Nach J. E. V. Boas. *Co* Conus, *tr* Truncus arteriosus, *1—4* die vier Arterienbögen, *ce* Carotis externa, *cd* Carotisdrüse, *ci* Carotis interna. Der vierte Arterienbogen hat als Arteria pulmonalis (*Ap*) bedeutend an Ausdehnung zugenommen und hängt nur durch einen dünnen Ductus Botalli (†) mit dem 2ten resp. 3ten Bogen zusammen, *RA* Radix Aortae, *oe* Ramuli oesophagei.

Bei den Anurenlarven finden sich jederseits ebenfalls vier Kiemenarterien, allein sie stehen mit den zugehörigen Venen nur durch Capillarität und nicht durch directe Anastomosen (vergl. Fig. 323 *a*, *a*) in Verbindung. Die Folge davon ist, dass hier alles Blut oxydirt wird.

Beim erwachsenen Frosch ist der dritte Arterienbogen ganz obliterirt und der erste vom zweiten ganz abgeschnürt. Alles Uebrige verhält sich wie bei Salamandra.

Reptilien.

Auch bei Reptilien, wie überhaupt bei allen Amnioten, entsteht das Herz weit vorne in der Nähe des Kopfes, in der Nähe der Kiemenspalten, später aber, bei der deutlichen Herausbildung eines Halses, rückt es viel weiter in die Brusthöhle herab, als dies bei den Anamnia der Fall ist[1]). Die Folge davon ist, dass der N. vagus entsprechend weit mitausgezogen wird und dass andererseits die zum

[1]) Am weitesten nach vorne treffen wir es zeitlebens bei Lacertiliern und Cheloniern; viel weiter nach hinten liegt es bei den Amphisbänen, Schlangen und Crocodiliern.

Kopfe aufsteigenden Carotiden, wie auch die absteigenden Jugularvenen, an Länge gewinnen.

Der Hauptfortschritt dem Amphibienherzen gegenüber liegt in dem Auftreten einer Ventrikelscheidewand, mag dieselbe, wie bei Sauriern, Ophidiern und Cheloniern, noch unvollkommen sein oder nahezu vollkommen, wie bei Crocodiliern. Stets vereinigen sich zwei Gefässstämme zur Bildung der Aorta,

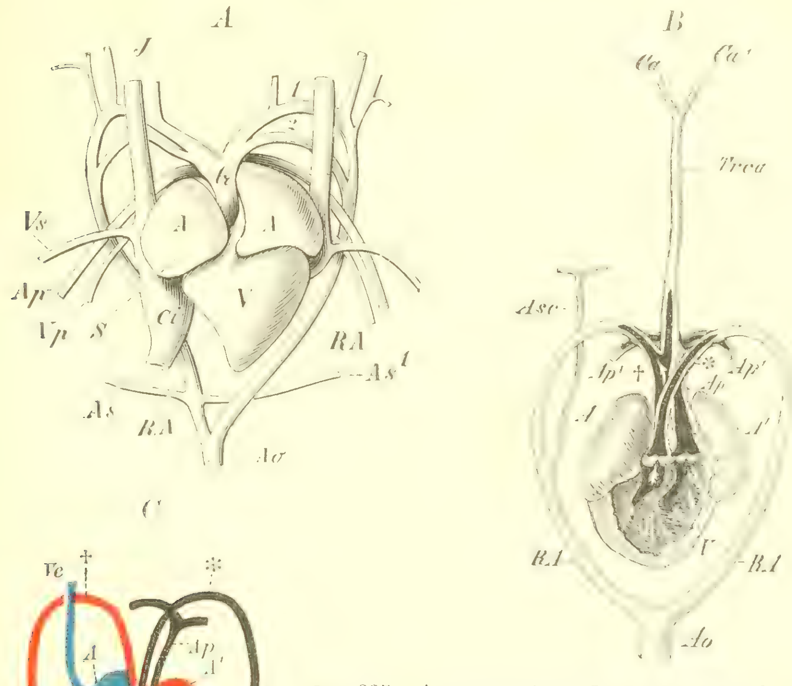


Fig. 325. **A** Herz einer Lacerta muralis, **B** eines grossen Varanus, aufgeschnitten, **C** Schema des Reptilienherzens. *VV*[1] Herzventrikel, *A*, *A*[1] Herzatrien, *tr*, *Trca* Truncus anonymus, *1*, *2* erster und zweiter Arterienbogen, *Ap*, *Ap*[1], *Vp* Arteria und Vena pulmonalis, † und * rechter und linker Aortenbogen, *RA* Radix Aortae, *Ao* Aorta, *Ca*, *Ca*[1] Carotiden, *Asc*, *As* Arteria subclavia, *J* Vena jugularis, *Vs* Vena subclavia, *Ci* Vena cava inferior. Diese drei Venen fliessen in den Sinus venosus zusammen. Die von *S* ausgehende punktirte Linie ist unter das Atrium dextrum (*A*) hinuntergehend zu denken. *Ve*, *Ve* deuten in dem Herzschema **C** dieselben Venen an.

oder anders, im Sinne der menschlichen Anatomie, ausgedrückt: stets existiren zwei Arcus (Radices) Aortae, ein rechter und ein linker (Fig. 325 C, † und *). Ein jeder von diesen beiden kann in seinem Anfangstheil (Fig. 325 A, 1, 2) wieder aus zwei miteinander anastomosirenden Gefässbögen bestehen (Lacerta), oder je nur aus einem (gewisse Saurier, Ophidier, Chelonier, Crocodilier) (Fig. 325 B, *RA*, *RA*). Der am meisten nach hinten liegende Gefässbogen ist die Arteria pulmonalis (*Ap*, *Ap*[1]). In letztere, sowie auch in den linken Aortenbogen ergiesst sich das Blut des rechten

Ventrikels, und dieses wird, je nachdem das Septum ventriculorum vollständig oder unvollständig ist, entweder rein venös sein (Crocodilier), oder einen gemischten Charakter tragen (die übrigen Reptilien Fig. 325 C).

Die Herzklappen haben in der Reihe der Reptilien eine bedeutende Reduction erfahren, denn es handelt sich, wie dies später genauer ausgeführt werden soll, sowohl an der Atrioventriculargrenze, als auch am Ursprung der Aorten und der A. pulmonalis stets nur noch um eine einzige Reihe von Klappen, und dies gilt von nun an auch für alle übrigen Amnioten.

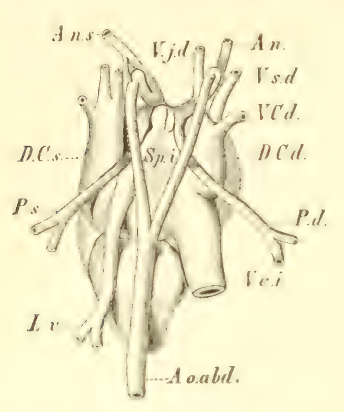


Fig. 326. Herz von Cyclodus Boddaertii. Natürliche Grösse. Dorsalansicht nach C. Röse. Der Sinus venosus ist grösstentheils in den rechten Vorhof eingestülpt. Man sieht äusserlich nur die beiden Ductus Cuvieri oder oberen Hohlvenen und die untere Hohlvene. Die Lungenvene ist einheitlich (*L.v*); die Lungenarterien doppelt (*Ps. Pd*) *An.s* und *An.d* Arteria anonyma sinistra und dextra, *Sp.i* Spatium intersepto-valvulare. Bezüglich der übrigen Bezeichnungen verweise ich auf Fig. 316—320.

Während bei Batrachiern trotz der allmählich sich anbahnenden Einstülpung des Sinus venosus in den rechten Vorhof jener doch immer noch von aussen als selbständige Herzabtheilung sichtbar bleibt, verwischt sich dieses Verhältniss bei Reptilien mehr und mehr, sodass man äusserlich die Lage des Sinus nur noch an den zuführenden drei Hauptvenenstämmen zu erkennen vermag. — Die Ductus Cuvieri entstehen bei Reptilien durch Zusammenfluss folgender Venen: 1) V. jugularis, 2) V. subclavia, 3) V. cardinalis oder vertebralis posterior, 4) V. vertebralis anterior, entstanden durch Vereinigung querer Körpervenen der vorderen Körperhälfte[1]).

Die primitivsten Verhältnisse unter allen Reptilien zeigt der Sinus venosus von Hatteria. Derselbe springt nur wenig ins rechte Atrium ein, und nimmt die beiden Ductus Cuvieri, die Vena cava inferior und (in der Mittellinie) die zu einem Stamme confluirenden Herzvenen auf. An der Mündung liegen zwei typische Sinusklappen, von deren oberer (rechten) Commissur, wie bei allen Reptilien, ein ausgesprochener Musculus tensor valvularum sinus venosi entspringt. Derselbe läuft von der oberen Ecke der Sinusmündung über die obere nach der vorderen Vorhofswand, wo er, in die dortige Muskulatur ausstrahlend, seine Befestigung nimmt.

Mit der zunehmenden Einbeziehung des Sinus ins rechte Atrium rücken auch die betr. Venenmündungen näher aneinander. Während aber die untere Hohlvene die Lage ihrer bisherigen Einmündung etwa in der Mitte der hinteren Sinuswand beibehält, wandert die Mündung des rechten Ductus Cuvieri nach oben, diejenigen des linken nach unten an die tiefstgelegene Stelle des Sinusraumes. Gleichzeitig ändert sich der Verlauf dieser Venenstämme; der rechte mündet von oben herabsteigend direct in den Sinus ein, der linke Ductus Cuvieri da-

[1]) Nach Röse ist die Vena vertebralis anterior als selbständiger Stamm nicht constant.

gegen muss, entsprechend der Verschiebung des Sinus nach rechts, einen Umweg machen.

Der bisher einheitliche Sinus beginnt sich bei Sauriern zu differenziren. Eine von der Mittellinie halbmondförmig einspringende, nach vorne (ventral) concav ausgeschnittene, bindegewebige Leiste (Septum sinus venosi, Röse) springt ins Sinuslumen vor und bewirkt eine von hinten nach vorne (d. h. dorso-ventralwärts) fortschreitende Scheidung des Sinus in zwei ungleiche Hälften: links mündet der linke Ductus Cuvieri, rechts die Vena cava inferior und der rechte Ductus Cuvieri. Die Leiste steht nahezu senkrecht zur Längsachse der Sinusmündung, also bei querer Lage derselben genau sagittal, so z. B. bei Schlangen. Je mehr nun die Sinusachse in die bei Säugern und Vögeln constante senkrechte Richtung übergeht, um so mehr nimmt das Sinusseptum eine schiefe Lage von rechts unten nach links oben an. Zuletzt, wenn die Sinusklappen in senkrechter sagittaler Richtung verlaufen, scheidet das Sinusseptum, welches unterdess die freien Klappenränder erreicht hat, den Sinus in einen oberen und einen unteren (kleineren) Bezirk, so bei den meisten Vögeln und Säugern.

Bei Reptilien findet sich diese vollständige Scheidung des Sinus nicht durchgeführt.

Bezüglich der Herzvenen ergeben sich bei Reptilien einige Verschiedenheiten. Bald münden sie in einen Stamm vereint (Cyclodus), bald in mehreren kleinen Stämmen (Varanus, Trachysaurus), immer jedoch links von oder gerade in der Mitte vor dem Sinusseptum in den Sinus ein.

Bei Cheloniern zeigt das Sinusseptum nur eine schwache Entwicklung; sehr gut ausgeprägt ist es bei Crocodilen.

Bezüglich des Verhaltens der Herzvenen bei den einzelnen Gruppen der Reptilien verweise ich auf die Arbeit von C. Röse.

So besteht also der Sinus venosus bei **Reptilien** trotz seiner mehr oder weniger tiefen Einsenkung in den rechten Vorhof immer noch als eine selbständige Herzabtheilung mit den zwei typischen, schlussfähigen Mündungsklappen.

Was das solide und stets undurchbrochene Septum atriorum betrifft, so scheidet es nicht allein die Vorhöfe vollständig, sondern es trägt auch zur Scheidung der Ostia atrio-ventricularia wesentlich bei. Es besteht ebenfalls aus Muskelgewebe, das beiderseits liegende Endocard bekommt aber, wie namentlich bei Cheloniern dem Volum nach (ähnlich wie beim Menschen), oft das Uebergewicht über die Muskelelemente. Das Septum ist, wie dies von den Amphibien bereits gemeldet wurde, schief gerichtet; der Limbus Vieussenii findet sich bei Schlangen am stärksten ausgeprägt, am schwächsten bei Schildkröten. Dem entsprechend ist auch das Spatium intersepto-valvulare bald mehr, bald weniger deutlich ausgesprochen, stets aber vorhanden.

Bei allen Reptilien treten die Lungenvenen, wie bei Amphibien, noch ausserhalb des Herzens zu einem längeren oder kürzeren unpaaren Endstamm zusammen. Bei Schlangen ist der bekannten Lungenverhältnisse wegen der rechte erste Theilast zur

directen Fortsetzung des Lungenvenen-Endstammes geworden. Die Einmündung erfolgt, wie bei Anuren, stets in der hinteren oberen Ecke des linken Vorhofs, dicht neben dem Septum. Die Venenwandung verschmilzt mit der Vorhofswand und dem Septum, resp. setzt sich auf dieselbe fort. In den meisten Fällen geschieht dies ganz allmählich, hie und da (bei einigen Sauriern, wie z. B. auch bei Lacerta) unter Bildung einer ins Vorhofslumen vorspringenden klappenartigen Falte.

Eine den niederen Vertebraten gegenüber hochwichtige Verschiedenheit des Reptilienherzens beruht, wie ich dies oben schon kurz angedeutet habe, in der sich anbahnenden, bezw. bereits vollzogenen Trennung des Ventrikels in zwei Hälften. Das Auftreten eines Septum ventriculorum ist übrigens ein sehr wechselndes und mehr oder minder zufälliges. Es handelt sich dabei um einen compacteren, aus mehreren Trabekeln entstandenen Muskelzug, welcher besonders an der hinteren Ventrikelwand deutlich hervortritt. Am ausgebildetsten ist derselbe bei Varanus, wo bereits eine Verwachsung desselben mit der hinteren Parthie der Atrioventrikularklappen stattgefunden hat und der Ventrikel schon deutlich in zwei Stämme getheilt erscheint. Es ist jedoch auch noch bei Varaniden der Ventrikelraum grösstentheils von dem Trabekelnetzwerk erfüllt.

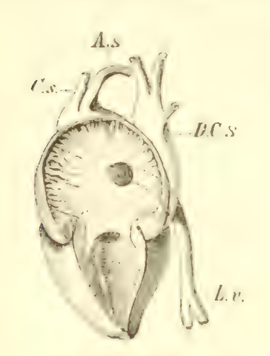


Fig. 327. Herz von Cyclodus Boddaertii. Natürliche Grösse. Ansicht von der linken Seite. Nach C. Röse. Ein Theil der linken Vorhofswand ist entfernt, der Ventrikel aufgeschlitzt und auseinander gehalten. Man sieht die ureterähnliche Einmündung der Lungenvene mit ihrer klappenartigen Mündungsfalte. Ferner ist die linke Taschenklappe und unter derselben der kleine Ventrikelhohlraum und der Eingang zur Aorta dargestellt.

Die Crocodile machen unter den Reptilien eine Ausnahme, insofern hier eine nahezu vollständige Scheidung in zwei Ventrikelräume stattgefunden hat. Diese Verhältnisse sollen später in Gemeinschaft mit den Atrioventricularklappen, zu denen ich mich zunächst wende, näher besprochen werden.

Bei den Amphibien schon wurde des das Ostium atrio-ventriculare überbrückenden und mit den oberen Flächen der Taschenklappen vorne und hinten verwachsenden Septum atriorum gedacht. Bei Reptilien senkt sich nun letzteres ungleich tiefer ins Ostium atrio-ventriculare herab, sodass der oben erwähnte Anlagerungs- bezw. Verwachsungsprocess an Ausdehnung gewinnt und die Trennung des bisherigen gemeinsamen Ostiums in ein linkes und ein rechtes perfect wird.

Eine weitere wichtige Folge aber der tieferen Herabsenkung jenes Septums ist die, dass die hintere und vordere Taschenklappe miteinander verwachsen und zwar in der Richtung von vorne nach hinten. In Folge dessen entsteht jederseits durch Verwachsung je einer vorderen und hinteren Hälfte der durch das Vorhofsseptum halbirten primären Taschenklappen eine neue Klappe. So existirt also bei Reptilien im Bereich jedes secundären Ostiums eine neue Klappe, welche jederseits medial befestigt ist und ihren freien Saum der lateralen Kammerwand zuwendet; man kann diese Klappen entsprechend ihrer

Stellung bei Reptilien als rechte und linke bezeichnen. Die Muskeltrabekeln setzen sich an den vorderen und hinteren Endpunkten derselben fest.

Eine Ausnahmestellung nehmen die Crocodile ein. Hier haben sich durch Rarefication der schwammartig angeordneten Muskelmasse die Ventrikelräume schon ungleich mehr erweitert, als bei den übrigen Reptilien. Die einfache Taschenklappe jederseits würde zum Abschluss der Ostia venosa nicht mehr ausreichen, und so finden sich denn bei Cro-

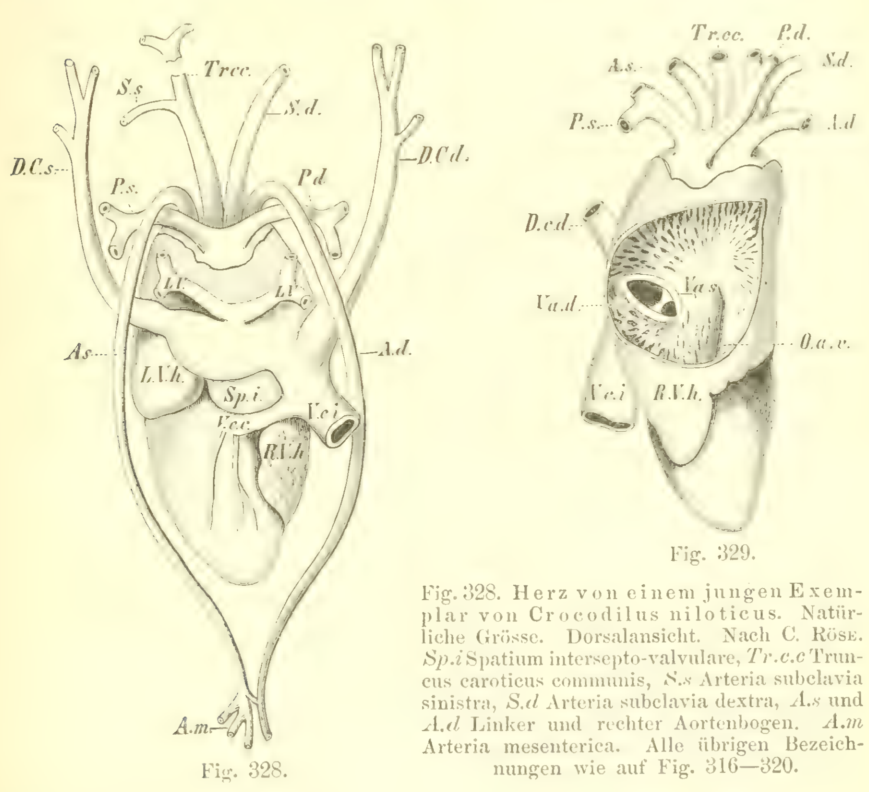


Fig. 328. Herz von einem jungen Exemplar von Crocodilus niloticus. Natürliche Grösse. Dorsalansicht. Nach C. Röse. *Sp.i* Spatium intersepto-valvulare, *Tr.c.c* Truncus caroticus communis, *S.s* Arteria subclavia sinistra, *S.d* Arteria subclavia dextra, *A.s* und *A.d* Linker und rechter Aortenbogen. *A.m* Arteria mesenterica. Alle übrigen Bezeichnungen wie auf Fig. 316—320.

Fig. 329. Herz von Crocodilus niloticus. Natürliche Grösse. Ansicht von der rechten Seite. Nach C. Röse. Ein Theil der Vorhofswand ist entfernt. Man sieht das Ostium atrio-ventriculare (*O.a.v*), ferner die beiden Sinusklappen *Va.d* und *Va.s*. Zwischen beiden bemerkt man in Gestalt einer leicht gebogenen weissen Linie den vorderen Rand des Septum sinus venosi. Die übrigen Bezeichnungen wie früher.

codilen die ersten Anfänge der secundären, aus Ventrikelmuskulatur (Trabekelmassen) entstehenden Atrioventricularklappen.

Jederseits entsteht also neben der medialen (endocardialen) Klappe, die übrigens durch secundäre Unterwühlung der mit ihr zusammenhängenden Muskelplatten durch den Blutstrom an ihrer vorderen und hinteren Parthie eine Flächenvergrösserung erfährt, eine laterale Muskelklappe, die als ein unter der mechanischen Einwirkung (phyletisch gemeint) des Blutstromes entstandenes Differenzirungsproduct der Muskelwand des

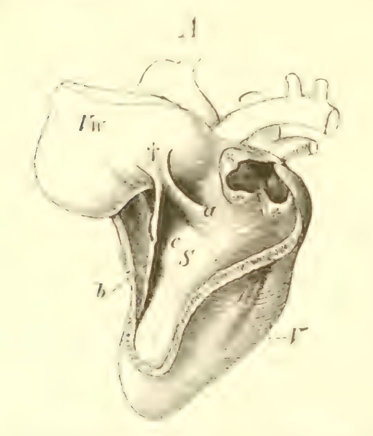
Herzens aufzufassen ist. Genau genommen besteht sie aus drei Schichten: 1) einer unteren, welche einer Platte aus zusammenhängenden Kammertrabekeln entspricht, 2) einer oberen, welche aus der Muskelplatte der lateralen unteren Vorhofswand hervorgegangen zu denken ist, 3) aus einer mittleren, welche aus pericardialem Bindegewebe besteht. Letzteres geht von der ringförmigen, schon bei Fischen nachweisbaren Ringfurche zwischen Vorhof- und Ventrikelmuskulatur aus.

Was die Crocodile noch weiter in ihrem Herzbau charakterisirt, ist das gut ausgebildete Septum ventriculorum.

Es bleibt als Verbindung zwischen beiden Ventrikeln nur noch das kleine Foramen Panizzae[1]) übrig. Dieses beruht darauf, dass die vom distalen nach dem centralen Truncusende fortschreitende Verwachsung der „Bulbusleisten", welche die Stämme des Truncus arteriosus voneinander zu scheiden bestimmt sind, bei Crocodilen nicht vollständig geschieht.

Vögel und Säuger.

Bei Vögeln und Säugern ist die Scheidung der Atrien und der Ventrikel stets eine vollkommene, und nirgends findet mehr eine Mischung des arteriellen und venösen Blutes statt. Die Ventrikel



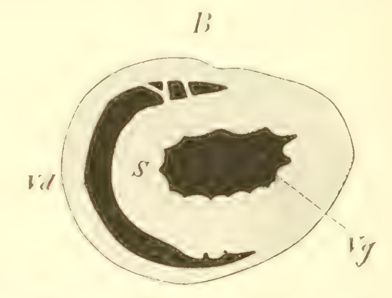


Fig. 330. A Herz des Schwanes mit aufgeschnittenem rechtem Ventrikel. *Vw* Vordere Ventrikelwand zurückgeschlagen, wodurch die mit zwei Muskelfalten (*a* und *b*) entspringende Atrioventricularklappe gespannt wird, † ihr Insertionspunkt an der vorderen Ventrikelwand, *c* Eingang in das Ostium atrio-ventriculare, *S* Septum ventriculorum, * * * die drei Semilunarklappen der A. pulmonalis, *V* linker Ventrikel. **B** Querschnitt durch den rechten (*Vd*) und den linken (*Vg*) Herzventrikel von Grus cinerea. *S* Septum ventriculorum.

spielen von jetzt ab durch stärkere Entfaltung den Atrien gegenüber die Hauptrolle, und ihre Muskulatur ist äusserst compact und sehr stark geworden. Dies gilt insbesondere für den linken Ventrikel, der an seiner Innenwand mächtige Papillarmuskeln entwickelt, und um den der von einer viel dünneren Muskelwand begrenzte rechte Ventrikel halbmondförmig gleichsam herumgebogen ist (Fig. 330 B *Vd*, *Vg*).

Wie bei Säugethieren, so nimmt auch bei den Vögeln das rechte Atrium durch die obere und untere Hohlvene das Körpervenen-

[1]) Es handelt sich dabei um eine am centralen Truncusende, innerhalb der Semilunarklappen liegende Spalte zwischen rechtem und linkem Aortenstamme. Ersterer entspringt aus dem linken, letzterer dagegen zusammt der Pulmonalis aus dem rechten Ventrikel.

blut, sowie das eigene Blut des Herzens die Vena coronaria cordis auf, und ist durch eine wohlausgebildete Klappe vom rechten Ventrikel abgegrenzt. Bei den Säugern entwickelt sich an derselben Stelle eine aus drei Zipfeln bestehende Klappe (Valvula tricuspidalis), welche mit sehnigen Fäden an der Herzwand befestigt ist. Bei Vögeln und Säugethieren finden sich je drei halbmondförmige, taschenartige Klappen am Ursprung der A. pulmonalis und der Aorta (Fig. 330 A ***) und eine bei Vögeln aus drei, bei Säugern aus zwei membranösen Klappen bestehende Valvula bicuspidalis an der Atrioventriculargrenze des linken Herzens. Von den Klappen- und Septalverhältnissen wird später noch specieller die Rede sein.

Was die aus dem Herzen entspringenden grossen Gefässe betrifft, so unterscheiden sich die Vögel dadurch von den Säugern, dass bei den ersteren der (vierte) rechte, bei letzteren aber der linke Arterienbogen zum Aortenbogen, und dass sein Gegenstück auf der anderen Seite jeweils zur Arteria subclavia wird. Also handelt es sich hier wie dort stets nur um eine einzige unpaare Radix Aortae.

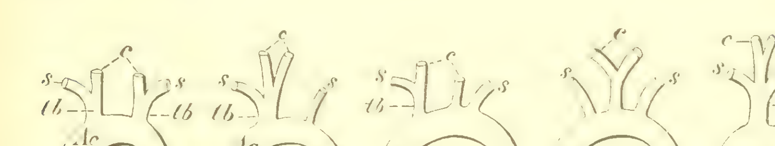


Fig. 331. Fünf verschiedene Modificationen der aus dem Arcus Aortae entspringenden grossen Gefässe. *Ao* Aortenbogen, *tb* Truncus brachio-cephalicus, *tbc* Truncus brachio-cephalicus communis, *c* die Carotiden, *s* Arteriae subclaviae.

Der hinterste Gefässbogen wird, wie oben schon erwähnt, bei Vögeln und Säugern — und darin liegt bekanntlich eine Uebereinstimmung mit Amphibien und Reptilien — zum System der Arteria pulmonalis.

Bezüglich des Ursprungs der Carotiden und Subclavien aus dem Aortenbogen herrschen bei den Säugethieren sehr grosse Verschiedenheiten, welche im Wesentlichen darauf hinauskommen, dass die betreffenden Gefässe entweder getrennt entstehen oder in den allermannigfachsten Verbindungen miteinander getroffen werden. So kann es sich, je nach den verschiedenen Thiergruppen, jederseits um einen Truncus brachiocephalicus (Fig. 331 A), oder um einen unpaaren Truncus brachiocephalicus communis (E), oder endlich um einen gemeinsamen Carotidenstamm und einen jederseits getrennten Ursprung der Subclaviae (D) etc. etc. handeln.

Nachdem ich im Vorstehenden eine kurze Uebersicht über das Herz und die ihm benachbarten grossen Gefässe bei Vögeln und Säugern gegeben habe, wende ich mich nun zu einer genaueren Beschreibung der betreffenden Sinus-, Klappen-, Gefäss- und Septalverhältnisse.

Vögel.

Was zunächst die Vögel anbelangt, so sollen hier, wo der Sinus venosus weitere Modificationen erfährt, die Ductus Cuvieri als

Venae cavae superiores bezeichnet werden. Gerade bei Vögeln lässt sich die Rückbildung des Sinus aufs Klarste bis zu jenen Stadien verfolgen, wo die drei Hauptvenenstämme jeder gesondert ins rechte Atrium zu münden scheinen. Es bestehen bei Vögeln drei verschiedene Möglichkeiten für die Venenmündung, entweder münden alle drei gemeinsam, oder alle drei getrennt, oder mündet die linke, obere Hohlvene für sich getrennt und die untere Hohlvene sowie die rechte obere Hohlvene noch gemeinsam ins Atrium.

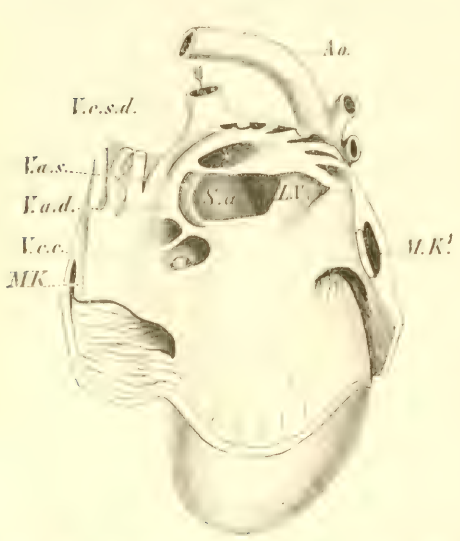


Fig. 332. Herz von Anser vulgaris. Natürliche Grösse. Ansicht von der rechten Seite. Nach C. Röse. Die Wand des rechten Vorhofs und Ventrikels ist aufgeschnitten und nach rechts zurückgeschlagen. Man sieht links vom Limbus Vieussenii (*L.Vi*), nach links sich hinüber erstreckend, das Spatium intersepto-valvulare. Die beiden Sinusklappen sind vollständig nur noch in der Umrandung der unteren Hohlvene vorhanden. Ausser dem unteren Sinusseptum, welches die linke obere Hohlvene abscheidet, findet sich hier noch ein quer von einer Klappe zur andern verlaufendes oberes Sinusseptum, welches die Mündung der rechten oberen Hohlvene abscheidet. *V.c.s.d* Vena cava superior dextra, *V.c.c* Vena coronaria cordis. *M.K* Muskelklappe, *M.K*[1] Vorderer Ansatz der Muskelklappe an der Ventrikelwand.

Der erste Typus findet sich nur bei den Ratiten, wo auch noch ein an die Reptilien erinnernder einheitlicher, aber tief ins Atrium eingestülpter Sinus venosus mit den typischen zwei Klappen und ihrem Spannmuskel existirt. Der zweite Typus, welcher die meisten Vögel charakterisirt, entsteht dadurch, dass ausser dem die linke obere Hohlvene abscheidenden, unteren Sinusseptum eine zweite Querleiste, ein oberes Septum entsteht, welches die Mündung der nach vorne gewanderten V. cava superior dextra von derjenigen der Cava inferior trennt. Es handelt sich also bei den meisten Vögeln um eine Differenzirung des Sinus venosus in drei übereinander liegende secundäre Mündungsräume. Durch den mittleren, grössten ergiesst sich die V. cava inferior, durch den oberen die V. cava superior dextra, durch den unteren die V. cava superior sinistra. Im Bereich der V. cava inferior bleiben die Klappen beide sehr gut ausgebildet. Die rechte entspricht der Valvula Eustachii der Säuger. Im Bereich der Cava superior dextra ist die linke Klappe gleichfalls meist gut erhalten, die rechte dagegen schwindet bei den Columbinae, Passeres und Raptatores mehr und mehr und verschmilzt fast unmerklich mit der Vorhofsmuskulatur. Der Spannmuskel der Sinusklappen bildet sich natürlich in Folge der verminderten functionellen Thätigkeit mehr und mehr zurück.

Wie bei einigen Sauriern, so verschmilzt auch bei den meisten Vögeln die Lungenvenenwand mit der Vorhofswand und dem Septum unter Bildung einer klappenartigen Falte (Passeres besitzen keine Spur davon). Sie ist aber bei Vögeln stärker ausgebildet und ver-

wächst mit dem Septum, welches dadurch also von Seiten der Vena pulmonalis eine Verstärkung erfährt. Im Uebrigen gilt die vom Septum atriorum der Reptilien gemeldete muskulöse (nicht membranöse) Beschaffenheit auch für die Vögel; hier wie dort ist der Limbus Vieussenii bald mehr, bald weniger deutlich ausgesprochen; der vordere Theil des Spatium intersepto-valvulare ist ziemlich ausgedehnt, der hintere ist schmaler.

Lungenvenen sind bei Vögeln stets zwei vorhanden. Bei den Ratiten vereinigen sie sich noch ausserhalb des Pericards zu einem kurzen Endstamm, bei den anderen Vögeln erst beim Durchtritt durch die Herzwand.

Bei Vögeln erleidet das Septum atriorum während der Embryonalzeit Veränderungen, wie sie in ähnlicher Weise auch bei den Säugern vorkommen, nämlich secundäre, siebartige Durchbrechungen. Diese beruhen auf den Kreislaufsverhältnissen des Herzens. Da nämlich schon in relativ früher Embryonalzeit (im Gegensatz zu den Reptilien, wo aus jedem Ventrikelraum eine Aorta entspringt und so eine Ausgleichung der Blutdruckschwankungen ermöglicht ist) durch das sogenannte Septum aorticum ein völliger Abschluss der Ventrikel resp. der Bulbi arteriosi erfolgt, und andererseits nur eine, die rechte, Aorta vorhanden ist, mussten nothwendig neue Einrichtungen getroffen werden, um das gestörte Gleichgewicht im Blutkreislaufe wieder herzustellen. Je mehr nämlich die Ventrikeltheile voneinander geschieden wurden, um so mehr musste der Blutdruck im rechten Herzen gegenüber dem linken zunehmen. Die natürlichste Folge bestand darin, dass das dünnwandige, schon fertig gebildete Septum atriorum vom rechten Vorhofe aus durchbrochen wurde, und somit der linke Vorhof den zum Ausgleich nöthigen Theil seines Blutes durch jene neugebildeten Löcher hindurch aus dem rechten Atrium erhielt. Sobald nun nach dem Ausschlüpfen die Lungenathmung beginnt, bekommt der linke Vorhof von Seiten der erweiterten Lunge Blut in völlig ausreichender Menge; der Druck in beiden Vorhöfen ist nahezu gleich und die Durchlöcherungen des Vorhofsseptum haben ihre functionelle Bedeutung verloren. Sie werden demgemäss ganz allmählich durch Endocardwucherung verschlossen. Nicht bei allen ist dies jedoch der Fall. Einige der grössten und am weitesten nach vorne gelegenen Löcher kommen in sehr vielen Fällen nicht zum völligen Abschluss. Man findet also in diesen Fällen auch beim erwachsenen Vogel eine geringgradige Communication zwischen beiden Vorhöfen. Eine Mischung der beiden Blutarten wird bei dem gleichen Drucke in beiden Vorhöfen dadurch jedoch kaum bewirkt. Beim erwachsenen Vogel lässt sich der im Embryonalleben durchbrochene Theil der Vorhofsscheidewand leicht an seiner netzartigen Structur und seinem Reichthum an elastischem Gewebe erkennen.

Was das Ventrikelseptum der Vögel betrifft, so ist es viel fester und solider als bei Crocodilen. Die Ventrikelhöhlungen sind weiter ausgedehnt; die frei ins Lumen ragenden Trabekelmassen sind mehr oder weniger reducirt. Am rechten Ostium atrioventriculare ist die mediale endocardiale Taschenklappe der Crocodile geschwunden (Rudimente können übrigens bestehen). Die am lateralen Umfange des rechten Ostium venosum entspringende Muskelklappe entspricht genau dem gleichen Gebilde der Crocodile, nur ist die Unterwühlung derselben, sowie die Rareficirung der Trabecularmuskeln auf ihrer

Unterseite noch weiter gegangen, sodass die Klappe als freies Muskelsegel erscheint, welches nur vorne durch einen einzigen Trabecularmuskel an die Kammerwand befestigt ist.

Im linken Ostium venosum persistirt die endocardiale Klappe nicht nur, sondern hat durch Apposition secundärer Muskelplatten an ihren Ursprungstheilen eine bedeutende Vergrösserung erfahren. Eine Reihe der früheren Trabekel jedoch ist zu beiden Seiten stehen geblieben und gleich dem muskulösen Zuwachs der Klappe bindegewebig umgewandelt.

Die bei Crocodilus vorhandene muskulöse Klappe des linken Ostiums hat sich bei Vögeln in zwei Klappen getheilt und ist ebenfalls bindegewebig umgewandelt. Drei Papillarmuskeln senden ihre Chordae tendineae zu den drei Klappen des linken Ostium venosum der Vögel.

Säuger.

Bei den **Säugethieren** erfährt der Sinus noch eine viel bedeutendere Rückbildung als bei Vögeln. Dies gilt schon für die Monotremen, wo die drei Hohlvenen gesondert ins Herz münden. An der

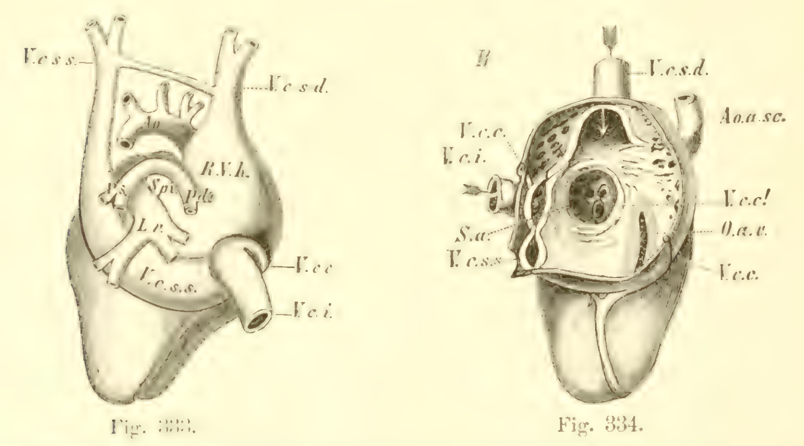


Fig. 333. Fig. 334.

Fig. 333. Herz von Ornithorhynchus paradoxus. Natürliche Grösse. Dorsalansicht. Nach C. Röse. Man sieht den Verbindungsast zwischen den beiden oberen Hohlvenen.

Fig. 334. Herz von Echidna hystrix. Vergrösserung 2/3. Ansicht von der rechten Seite. Nach C. Röse. Die Wandungen des rechten Vorhofs sind theils entfernt, theils auseinander gezogen. Man sieht in der Tiefe das Spatium intersepto-valvulare, das „gestrickte" Vorhofsseptum sowie die Mündungen von zwei Herzvenen (*V.c.c*[1]), welche in der Zeichnung fälschlich ein wenig zu weit nach links dargestellt sind. Die Ventrikelvene *V.c.c* mündet in die V. cava inferior. Die linke obere Hohlvene *V.c.s.s* ist eine Strecke weit aufgeschlitzt, um den hinteren Ansatz der rechten Sinusklappe an der Wand der Vene zu veranschaulichen.

Mündung von allen dreien sind Klappen, wenn auch z. Th. in rückgebildeter Form, nachweisbar. Auch der Spannmuskel ist stark reducirt. Bezüglich der Herzvenen der Monotremen finden sich ganz ähnliche Verhältnisse wie bei den Vögeln (vergl. hierüber C. Röse).

Bei erwachsenen Marsupialiern ist der Sinus sammt seinen Klappen ausserordentlich stark zurückgebildet. Zwischen V. cava inferior und V. cava superior dextra hat sich bei Marsupialiern die Vor-

hofsmuskulatur zu einem Strang angeordnet, welcher sich bei allen höheren Säugern bis zum Menschen hinauf findet. His hat ihn Taenia sagittalis genannt. Die Herzvenen sind wie bei Vögeln und Monotremen in der Mehrzahl vorhanden.

Unter den placentalen Säugern ist der Sinus am wenigsten rückgebildet bei den Edentaten, allein es schwindet die linke obere Hohlvene, und die rechte führt jetzt nun das ganze Blut der oberen Körperhälfte zum Herzen[1]).

Von der linken oberen Hohlvene bleibt nur ihr in der Herzfurche liegendes Endstück aus dem Grunde erhalten, weil die Herzvenen in dasselbe an verschiedenen Stellen einmünden, es wird zum Sinus coronarius cordis.

Im Gebiet der unteren Hohlvene erhält sich bei Edentaten die frühere rechte Sinusklappe am deutlichsten als Valvula Eustachii; dieselbe umgreift aber nach oben zu auch noch die obere Hohlvene. Nach unten zu steht sie in ununterbrochenem Zusammenhang mit der Valvula Thebesii, welch letztere eben nur den untersten Theil der rechten Sinusklappe darstellt. (Dieses zur Valvula Thebesii herabreichende Stück der ursprünglichen rechten Sinusklappe ist übrigens durch das oft genannte untere Sinusseptum eingeknickt.) Auch die linke Sinusklappe ist bei Edentaten im Bereich der unteren Hohlvene sehr gut entwickelt. (Ueber die genaueren Details vergl. C. Röse.)

Bei den übrigen placentalen Säugethieren verwächst die linke Sinusklappe, von hinten nach vorne fortschreitend, immer mehr mit dem Septum atriorum, und zwar vollständig bis zum freien Rande. Die oberen und unteren Ausläufer der Klappe vereinigen sich mehr oder weniger mit denjenigen des Limbus Vieussenii und schliessen denselben nach hinten zum vollständigen Ringe, zum Annulus foraminis ovalis der Autoren ab. (Bei Edentaten existirt dieser Annulus noch nicht.)

Bei den übrigen Säugern bestehen nun ähnliche Verhältnisse wie beim Menschen, wo die Eustachi'sche Klappe, sowie die Thebesi'sche (bald im Zusammenhang, bald getrennt voneinander) als Rest der rechten Sinusklappe bestehen bleiben. An der Mündung der oberen Hohlvene finden sich bei den Säugern nur ausnahmsweise Klappenüberreste; stets aber findet sich als rechte Grenze des ursprünglichen Sinusraumes die oben genannte Taenia sagittalis zwischen oberer und unterer Hohlvene. Der Spannmuskel der Sinusklappen ist naturgemäss bei placentalen Säugern völlig geschwunden; er müsste sich vor der Mündung der rechten oberen Hohlvene befinden. Er ist mit dem stetigen Vorwärtswandern der letzteren bis zur Grenze der vorderen Vorhofswand zu Grunde gegangen. Spurenweise ist er noch da und dort nachweisbar.

Die linke Sinusklappe ist (bis auf inconstant auftretende schwache Spuren) bei allen placentalen Säugern mit Ausnahme der Edentaten mit dem Septum atriorum verschmolzen und begrenzt von hinten das Foramen ovale. Die linke obere Hohlvene, welche bei Edentaten obliterirte, fehlt ausserdem bei Primaten, Prosimien, Carnivo-

[1]) Schon bei den Monotremen findet sich ein querer Verbindungsast zwischen den beiden oberen Hohlvenen; bei Edentaten aber schwindet das zwischen jenem und dem Herzen gelegene Stück der V. cava superior sinistra, sodass alles Blut durch jenen Querast gehen muss.

ren und Cetaceen. Vorhanden ist sie bei Nagern, Insectenfressern, Dickhäutern, Wiederkäuern und Fledermäusen. Dabei unterliegt ihre Stärke zahlreichen Schwankungen[1], immer aber münden die Herzvenen in den Endstamm derselben, in den Sinus coronarius.

Zu bemerken ist noch, dass die Abtrennung der Mündung der Cava superior dextra von derjenigen der Cava inferior nicht wie bei Vögeln durch eine scharfe Leiste, ein oberes Sinusseptum, erfolgt, sondern durch ein allmähliches Auseinanderrücken der Mündungen. Dagegen ist die Mündung der linken oberen Hohlvene oder der Herzvene von der darüber liegenden Cava inferior immer scharf abgegrenzt durch das untere Sinusseptum.

Ich wende mich nun zu einer speciellen Betrachtung des Septum atriorum der Säugethiere.

Alles weist darauf hin, dass auch bei Monotremen, deren Herz auch in vielen anderen Beziehungen demjenigen der Sauropsiden näher steht, als dem der placentalen Säuger, in embryonaler Zeit eine Durchbrechung des Septum atriorum statthat, wie dies vom Vogelherzen geschildert wurde. Bei Ornithorhynchus findet sich ein Limbus Vieussenii und ein Spatium intersepto-valvulare, welches wie ein nach links ausgebauchtes Divertikel des rechten Vorhofs erscheint. Bei Monotremen kann also noch nicht von einem Foramen ovale die Rede sein.

Der Lungenvenenstamm ist einheitlich, und an seiner Mündung fehlen (im Gegensatz zu den Sauropsiden) klappenartige Gebilde vollständig.

Bei Marsupialiern findet sich ebenso wenig als bei Monotremen ein Foramen ovale. Die Verhältnisse liegen hier jedoch ganz anders. Die auch hier in embryonaler Zeit bestehenden (übrigens nicht sehr zahlreichen) Durchbrechungen des Septum atriorum beruhen offenbar auf dem Ausfall des einen (rechten) Aortenbogens, d. h. auf der Entstehung eines einheitlichen, einseitigen, nur aus dem linken Ventrikelraum entspringenden Aortenstammes, d. h. die kleine, zur Zeit der Geburt noch existirende Lücke im Septum ventriculorum genügt ebenso wenig zum Ausgleich der Volum- und Druckdifferenzen des fötalen Kreislaufes, als wie bei den Crocodilen das Foramen Panizzae dazu genügen würde.

Ein Limbus Vieussenii fehlt den Beutlern in der von den niederen Vertebraten beschriebenen Form. Die betreffende Einfaltung der muskulösen Vorhofswand ist schon in sehr früher embryonaler Zeit mit dem ziemlich dicken muskulösen Septum atriorum eng verwachsen. Ein Spatium intersepto-valvulare existirt bei erwachsenen Beutlern absolut nicht.

Bezüglich der Lungenvenen ergeben sich bei Beutlern mehrfache Variationen, wie dies auch bei placentalen Säugern der Fall ist. Von den vier Lungenvenen können sich zwei noch ausserhalb des Herzens zu einem kurzen Stamm vereinigen. Die (schiefen) Mün-

[1]) Es hängt dies nicht allein davon ab, wie viel Blut die linke Jugularvene durch den Verbindungsast in die rechte sendet, sondern auch von der Mündungsweise der Venae cardinales. Dieselben bleiben nicht immer unverändert bestehen in dem Fall, wo zwei obere Hohlvenen vorhanden sind, vielmehr überwiegt oft der eine Ast über den anderen, der bis zum Verschwinden reducirt sein kann. Die einheitliche Vena azygos mündet dann bald in die rechte, bald in die linke Cava superior.

dungen liegen schon ziemlich weit voneinander entfernt und stehen unter der Herrschaft einer starken Ringelmuskelschicht, welche bei der Systole der Atrien ihre Wirkung äussern wird.

Bei den placentalen Säugern erst setzen die secundären Veränderungen ein, welche mit der Bildung des sog. Foramen ovale zusammenhängen.

Auch bei den placentalen Säugern findet mit dem Schwinden des rechten vierten Aortenbogens eine ein- oder mehrfache Durchlöcherung des Septum atriorum statt; während sich aber bei Sauropsiden und Monotremen die Löcher durch Endocardwucherung wieder schliessen,

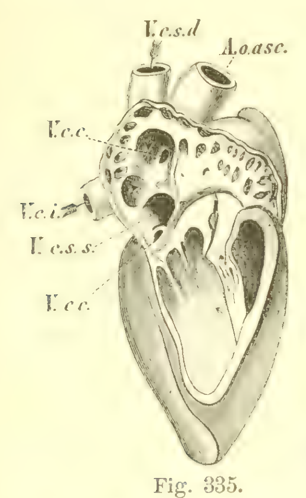


Fig. 335.

Fig. 336.

Fig. 335. Herz von Phascolomys Wombat. Natürliche Grösse. Ansicht von der rechten Seite. Nach C. Röse. Ein Theil der Wandung des rechten Vorhofs und Ventrikels ist entfernt. Man sieht die drei gesonderten Mündungen der Hohlvenen, ferner diejenigen der Herzvenen, *V.c.c* und *V.c.c*[1]. Vor der oberen Hohlvene sind einige frei ausgespannte Muskelspangen als Reste des Musculus tensor valvularum sinus venosi zu betrachten. Nach rückwärts verläuft an der rechten Grenze des ursprünglichen Sinus der von His als Taenia sagittalis bezeichnete Muskelzug. Von den Atrio-ventricularklappen ist nur die mediale völlig erhalten. Die beiden lateralen sind grösstentheils entfernt.

Fig. 336. Herz von Dasypus setosus. Natürliche Grösse. Ansicht von rechts. Nach C. Röse. Die Wandung des Vorhofs ist theilweise entfernt, die des Ventrikels aufgeschlitzt und auseinandergelegt gedacht. Man sieht die Gegend des Foramen ovale vom Limbus Vieussenii (*L. Vi*) begrenzt. Hinten fehlt die Umgrenzung, da die linke Sinusklappe noch nicht mit dem Septum atriorum verwachsen ist. Im rechten venösen Ostium sieht man die drei Klappen der Tricuspidalis, sowie die drei typischen Papillarmuskeln.

bilden sich bei den placentalen Säugern durch Anpassung an den Placentarkreislauf ganz neue Verhältnisse aus.

Der von den Batrachiern her schon bekannte Limbus Vieussenii springt weit und scharf ins Vorhoflumen aus. Diese sichelartig vorspringende Leiste deckt später den durchlöcherten vorderen Theil des Septum atriorum von rechts her fast völlig zu. Ist nur ein Loch vorhanden, wie gewöhnlich bei Mensch und Kaninchen, so bleibt dies bestehen, existiren mehrfache Durchlöcherungen, wie z. B. bei Ungulaten, so werden die kleineren Löcher meist durch Endocardwucherungen geschlossen. Eines oder auch mehrere der am weitesten nach vorne gelegenen und grössten Löcher bleiben ebenso wie im vorhergehenden

Falle während der ganzen Fötalzeit offen und vermitteln den sonst unmöglichen Ausgleich des Blutkreislaufes. Unterdessen ist nun bei allen placentalen Säugethieren die vordere Parthie des Spatium intersepto-valvulare völlig geschwunden, sodass Limbus Vieussenii und Septum atriorum in der Ruhestellung einander bis zur Berührung nahe gerückt sind, und die jetzt meist einfache, am vordersten Septumende gelegene Durchbrechung vom Limbus völlig von rechts her gedeckt erscheint. Während der Vorhofssystole aber wird der hinter der Durchbrechung gelegene, flottirende Theil vom Septum atriorum unzweifelhaft nach links ausgebaucht, und somit zwischen Limbus Vieussenii und Septum ein schiefer Spaltraum gebildet, in dem das Blut sich zunächst fängt, bevor es zu dem am

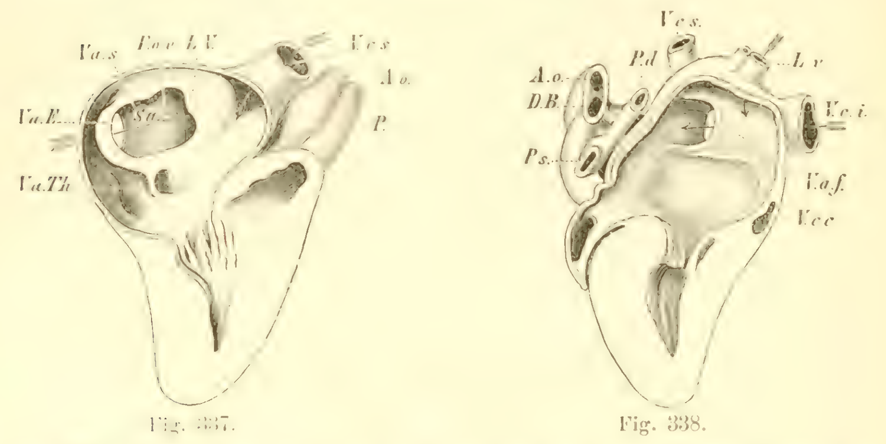


Fig. 337. Fötalherz von Homo sapiens aus dem achten Monate. Natürliche Grösse. Ansicht von rechts. Nach C. Röse. Ventrikel- und Vorhofswand zum Theil entfernt. Rechter Vorhof sehr ausgedehnt. Linke Sinusklappe (*Va.s*) mit dem Septum atriorum verwachsen. Die Valvula Thebesii (*Va.Th*) steht in directem Zusammenhang mit der Valvula Eustachii (*Va.E*).

Fig. 338. Fötalherz von Homo sapiens aus dem achten Monate. Natürliche Grösse. Ansicht von links. Nach C. Röse. Man sieht hier das Septum atriorum oder die Valvula foraminis ovalis (*Va.f*) ringsum in directem Zusammenhange mit der Muskelwand des linken Vorhofs. *V.c.c* Querschnitt durch die Vena coronaria cordis, *D.B* Ductus Botalli.

vorderen Septumende gelegenen Loche in der Vorhofsscheidewand gelangt.

Nachdem auch der hintere Theil des Spatium intersepto-valvulare geschwunden ist, verbindet sich die linke Sinusklappe mit dem Limbus zum Annulus Vieussenii, und somit ist bei placentalen Säugern ein secundäres ringförmiges Hilfsseptum entstanden. Dieses ganz secundär entstandene, aus verschiedenen Anlagen sich zusammensetzende Gebilde nun bezeichnete die bisherige Terminologie als Vorhofsseptum *κατ' ἐξοχήν*, während das eigentliche Vorhofsseptum als Valvula foraminis ovalis benannt wurde. Die Ansicht, als habe an dem innerhalb des Annulus Vieussenii liegenden Raum früher ein Loch, das erst secundär durch die Valvula for. ov. bedeckt wurde, — ein „Foramen ovale“ — bestanden, ist somit durchaus unrichtig.

Die eigentlichen (secundären) Durchlöcherungen im Vorhofsseptum bezeichnet man am einfachsten als Foramen resp. Foramina septi atriorum.

Nach der Geburt legt sich das Septum atriorum bei placentalen Säugern flach an den Limbus Vieussenii an und verwächst meist mit demselben. Dies geschieht mehr oder weniger vollständig.

Was die Lungenvenen betrifft, so finden sich, ähnlich wie bei Marsupialiern, constant vier Stämme, wovon sich nur zwei oder auch beide Paare zu je einem gemeinsamen Stamme vereinigen können, oder es münden alle vier getrennt. Dies ist der Fall, wenn sich der zuvor (wie z. B. bei Marsupialiern und Edentaten) gemeinsame, trichterförmige Mündungsraum mehr und mehr verflacht und allmählich in das Lumen des linken Atrium übergeht. Dadurch erscheinen dann, wie dies z. B. bei Primaten u. a. der Fall ist, die vier Mündungen weit auseinander gerückt.

Zum Schluss noch ein Wort über das Septum ventriculorum und die Atrioventrikularklappen der Säugethiere.

Bei Monotremen (Echidna und Ornithorhynchus) handelt es sich sowohl im Bau des Ventrikelseptums wie der Atrioventrikularklappen um ganz ähnliche Verhältnisse wie bei den Vögeln. Um den linken Ventrikel lagert sich der rechte wie ein Mantel.

Am rechten Ostium atrioventriculare ist die endocardiale Septalklappe mehr (Ornithorhynchus) oder weniger (Echidna) rückgebildet.

Das linke Ostium venosum stimmt bezüglich der Klappenverhältnisse fast ganz mit dem der Vögel überein. Hier wie dort finden sich drei typische Papillarmuskeln[1]) und drei Klappen, wovon aber die beiden lateralen bei Monotremen durchweg muskulären Ursprungs sind.

Von den Beutelthieren an begegnen wir am rechten Ostium venosum Verhältnissen, wie sie mehr oder minder ähnlich bei allen höheren Säugethieren bestehen. Es findet sich nämlich eine mediale und zwei laterale Klappen.

In der Mitte der medialen Klappe befindet sich eine kleine Stelle, welche der Chordae tendineae entbehrt. Es ist dies der letzte Rest der von den Reptilien her vererbten endocardialen Klappe, wie sie auch noch bei Echidna deutlich nachweisbar ist. Der grössere Theil der medialen Klappe jedoch, sowie die vielen kleinen Sehnenfäden sind als Differenzirungen der septalen Muskelwand zu betrachten.

Am linken Ostium atrio-ventriculare ist die dreizipfelige Klappe der Vögel und Monotremen durch den fast vollständigen Schwund des lateralen Papillarmuskels zu einer zweizipfeligen Klappe, d. h. zu einer Mitralis geworden[2]).

Die mediale, segelartig über den Aorteneingang herabhängende Klappe hat dieselbe gemischte Zusammensetzung wie bei Vögeln; sie ist theilweise aus der früheren linken Endocardklappe der Reptilien, theilweise aus der modificirten Muskelwand hervorgegangen.

Bei placentalen Säugern finden sich, wie oben schon erwähnt, rechts stets drei, links stets zwei Klappen (Valvula tricuspidalis und

---

[1]) Die Papillarmuskeln stehen im Gegensatz zu denjenigen der Vögel nicht durch Chordae tendineae, sondern durch muskulöse Fortsätze mit den Klappen in Verbindung.

[2]) D. h. die beiden lateralen Klappen sind zu einer Klappe vereint.

mitralis). Die lateralen Klappen (rechts zwei, links eine) sind lediglich aus einer Differenzirung der früheren muskulösen Ventrikelwand entstanden, die medialen Klappen dagegen sind beiderseits gemischten Ursprungs. Die Papillarmuskeln entstehen stets aus den Resten des vordem den ganzen Ventrikelraum ausfüllenden trabekulären Muskelnetzwerkes, gleichviel ob die betreffenden Reste an der septalen oder lateralen Ventrikelwand aufsitzen. Es scheint hierin bei nahestehenden Thieren einer Familie keine Gesetzmässigkeit zu herrschen.

Als Typus bezüglich der Papillarmuskeln kann bei placentalen Säugern Folgendes gelten: Im rechten Ventrikel befestigen sich die beiden lateralen Klappen an drei Papillarmuskeln oder Muskelgruppen, eine stärkste laterale, die bald am Septum, bald an der Ventrikelwand sitzt, eine schwächere vordere oder conale, und einige schwächere hintere. Die mediale Klappe ist mittels Chordae tendineae meist direct an die Septumwand — oft durch Vermittlung kleiner Papillarmuskeln — befestigt.

Im linken Ostium findet sich eine vordere und eine hintere Gruppe von Papillarmuskeln, von welchen die Sehnenfäden der medialen Klappe ausschliesslich ausgehen. Die laterale Klappe sendet auch noch einige Chordae tendineae direct zur lateralen Ventrikelwand.

So sehen wir für die einzelnen Etappen in der Ontogenese des Herzens höherer Vertebraten in den Thatsachen der vergleichenden Anatomie nicht nur eine schöne Parallele, sondern auch eine Erklärung. Daneben aber finden sich auch da und dort, wie namentlich in frühen Entwicklungsperioden des Säugethierherzens, Zustände, die sich nicht durch Vererbung erklären lassen, sondern secundär durch Anpassung enstanden sind, so hauptsächlich die secundäre Durchlöcherung des Septum atriorum und die Bildung des Annulus Vieussenii.

Arteriensystem.

Schon mehrfach wurde darauf hingewiesen, dass es sich bei allen Wirbelthieren um ein grosses, subvertebral gelegenes, in der Längsachse des Körpers verlaufendes Gefäss, die Aorta[1]), handelt, und dass letztere aus dem Zusammenfluss der Kiemengefässe hervorgeht. Aus den Kiemengefässen bilden sich aber auch die für den Hals und den Kopf bestimmten Carotiden, eine innere, welche das Blut zur Ernährung des Gehirns, d. h. hauptsächlich nach der Schädelhöhle führt, und eine äussere, welche sich an der äusseren Kopffläche, dem Gesicht, der Zunge und an den Kaumuskeln verbreitet.

Die für die vordere Extremität bestimmte Subclavia zeigt einen sehr unbeständigen, bald symmetrischen, bald asymmetrischen Ursprung. Sie entsteht entweder noch im Bereich der Kiemengefässe, oder aus den Aortenwurzeln, oder auch erst aus dem Aortenstamm.

Auf die freie Extremität übertretend, wird sie zur A. axillaris und weiterhin zu der Arterie des Oberarmes, A. brachialis. Diese

[1]) Ueber Verschiebungen und asymmetrische Verhältnisse der Aortenwurzeln der Amnioten, vergl. F. Hochstetter (Morphol. Jahrb., Bd. XVI, 1890, „Ueber den Ursprung der Arteria subclavia der Vögel").

endlich zerfällt in zwei für den Vorderarm bestimmte Zweige, die A. radialis und ulnaris, aus welchen in der Vola manus der Primaten der hohe und tiefe Hohlhandbogen, sowie die Fingerarterien hervorgehen.

Bei der Art. subclavia der Vögel, Crocodile, Chelonier und Cetaceen handelt es sich um ein secundäres Gefäss, welches ursprünglich wie bei Chamaeleo nur die Schultermuskeln zu versorgen hatte, dann aber mit der primitiven A. subclavia in ausgiebigere Verbindung trat und ihr Ramificationsgebiet an sich riss, was endlich zur Obliteration der primitiven, aus der Rückenaorta entstandenen Subclavia führen musste. — Es liegt aller Grund zu der Annahme vor, dass eine primitive A. subclavia aus der Rückenaorta bei allen, vordere Extremitäten besitzenden Wirbelthieren zunächst zur Entwicklung kommt. Dieselbe nimmt bei allen Amnioten ihren Ursprung aus einer der segmentalen Arterien der Leibeswand, welche im Gebiet der Extremitätenanlagen abgehen und sich ursprünglich in nichts von den übrigen segmentalen Arterien der Leibeswand unterscheiden (Hochstetter).

Aus der Aorta, an welcher man bei höheren Vertebraten eine vordere Abtheilung, die Pars thoracica, und eine hintere, die Pars abdominalis, unterscheiden kann, entspringen die die Leibesdecken sowie die Brust- und Baucheingeweide versorgenden Arteriae intercostales, lumbales und intestinales. Letztere zerfallen wieder in zwei Hauptgruppen, d. h. in solche, welche für den Tractus intestinalis mit der Milz und den drüsigen Adnexa (Leber, Pankreas)[1], und in solche, welche für das Urogenitalsystem bestimmt sind. Beide unterliegen in ihren einzelnen Zweigen den allergrössten Schwankungen nach Zahl und Stärke. So unterscheidet man bald eine einzige A. coeliaco-mesenterica (Fig. 339 *Cm*), bald eine getrennte Coeliaca und eine oder mehrere Arteriae mesentericae, intestinales etc. etc. Aehnlich verhält es sich mit den Arteriae renales und genitales.

Die Darmarterien zeigen in ihrer ursprünglichen Anordnung einen annähernd metameren Charakter, d. h. sie bestehen aus zahlreichen, einander gleich starken Arteriae mesentericae, welche von der dorsalen Aorta zum Darm treten (Howes). Von diesem indifferenten Zustand aus kann man die anderen mit einer geringeren Anzahl von Darmarterien ableiten. Die Regelmässigkeit des Gesammtbildes wird schon bei Amphibien getrübt durch das nicht mehr primitive Verhalten im Bereich des Vorderdarmes. Als erste Darmarterie besteht hier schon bei Siren eine mit der sogen. Coeliaca aller höheren Vertebraten übereinstimmende Arterie, von welcher proximalwärts im Cölom keine weitere Arterie zum Darm tritt. Dies beruht offenbar auf dem Verhalten des Vorder- resp. Kiemendarmes, der ursprünglich viel weiter distalwärts reichte, als bei den heutigen Amphibien (Klaatsch). Dass aber mit der Reduction der Kiemen im Bereiche des Vorderdarmes auch eine Aenderung der arteriellen

[1]) Die Abdominal-Arterien zerfallen für sich wieder in zwei durch einen Intervall getrennte Untergruppen, in eine solche des Coeliaca- resp. Mesenterica superior-Systems und eine zweite, welche das Mesenterica inferior-System umfasst (Howes).

Bahnen einherging, ist selbstverständlich. — Was die Modification der oben erwähnten primitiven Darmarterien betrifft, so handelt es sich dabei um Concentrationsvorgänge, d. h. um Annäherung der Ursprungsstellen aneinander von sehr mannigfacher Art; immerhin aber lassen sich bei Amphibien drei Entwicklungsreihen mit einiger Sicherheit erkennen. Bei den Salamandrinen nimmt die Coeliaca die ihr folgenden distalen Arterien auf. Bei Cryptobranchus ist es die zum Anfangstheil des Enddarmes tretende Arterie — Arteria coecalis —, welche zum Hauptgefässe wird. Der dritte Zustand stellt eine Combination der beiden anderen dar. Bei den Anuren kommt ein einheitlicher Arterienstamm für den Darmcanal zur Ausbildung, die **Arteria coeliaco-mesenterica.** Bei Hatteria und Ascalaboten besteht eine Art. coeliaca und mesenterica, bei Sauriern, wo es sich um den höchsten Grad der Concentration handelt, um eine Art. coeliaco-mesenterica u. s. w.

Diese Verhältnisse bei Amphibien finden ihre Parallele in ganz ähnlichen bei Fischen und Amnioten.

Die Geschichte der einheitlichen Art. mesenterica ist insofern von Bedeutung für die Umgestaltung des dorsalen Mesenteriums, als dadurch eine Achse gegeben ist, um welche die am Darm befestigten Mesenterialtheile eine Drehung vollziehen können, ohne in ihren arteriellen Beziehungen eine Aenderung zu erfahren (vergl. das Capitel über die Mesenterialbildungen). Der Stamm der Arterie liegt in dem sagittal bleibenden Theil des Gekröses; die Aeste, welche zum Mitteldarm treten, folgen dem Darm bei seinen Bewegungen und Verlagerungen. Mit der Längenzunahme und stärkeren Schlingenbildung des Darmcanales wächst der ihnen zunächst liegende Theil des Gekröses stärker aus. So entsteht eine Radix mesenterii, ein Stiel des Mitteldarmgekröses, welcher den Stamm der Arteria mesenterica enthält. Eine solche sehen wir unter den Amphibien bei Anuren ausgebildet, während es bei Hatteria noch nicht dazu kommt und auch die Ascalaboten nur eine sehr mangelhafte Ausbildung der Radix mesenterii zeigen. Mit der Ausbildung einer Radix mesenterii ist ein wichtiger Fortschritt in der Disposition der Darmtheile im Cölom erzielt. Das Mesenterium dorsale differenzirt sich in einen dorsalen und ventralen Theil. Der dorsale übernimmt die Befestigung des Darmes an der dorsalen Cölomwand, der ventrale die Versorgung des Darmes mit Blutbahnen, die in ihrem Verlaufe den Bewegungen desselben angepasst sind.

Bezüglich der weiteren, auf die Aenderung des Situs viscerum sich erstreckenden Consequenzen verweise ich auf die Arbeit von H. Klaatsch, welche ich auch der obigen Schilderung zu Grunde gelegt habe.

Das Endstück der Aorta abdominalis, welches häufig in den von den unteren Wirbelbogen gebildeten Canal zu liegen kommt, wird A. caudalis (Fig. 339 *Aoc*) genannt und steht bezüglich seiner Entwicklung selbstverständlich in gerader Proportion zur Stärke des Schwanzes. Wo dieser, wie z. B. bei den Anthropoiden und dem Menschen, rudimentär wird, spricht man von einer Arteria sacralis media, und im letzteren Fall erscheint die Aorta ihrer Hauptmasse nach nicht mehr durch jene, sondern durch die in der Beckengegend abgehenden Arteriae iliacae (Fig. 339, *Ilc*) fortgesetzt.

Diese grossen Gefässe zerfallen in eine aus dem Anfangsstück der embryonalen Allantoisarterien hervorgegangene, für die Beckeneingeweide bestimmte Iliaca interna s. A. hypogastrica und in

eine für die hintere Extremität bestimmte Iliaca externa s. A. crualis (Fig. 339 *Ilc*, *Hy*, *Cr*). Letztere kann auch durch eine auf der Rückseite des Beckens austretende A. ischiadica ersetzt werden (Vögel).

An der freien Extremität kommt es dann zu einer Verzweigung der Hauptschlagader, welche im Allgemeinen den uns von der vorderen Extremität her schon bekannten Verhältnissen entspricht.

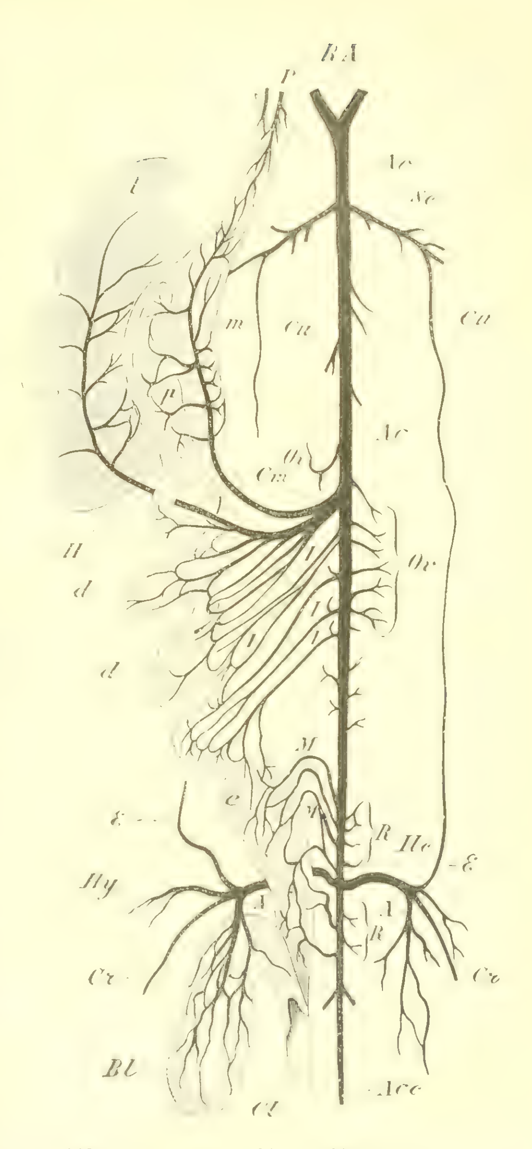


Fig. 339. Das arterielle Gefässsystem von Salamandra maculosa. *RA* Radix Aortae, *Ao*, *Ao* Aorta, *Sc* A. subclavia, aus welcher die A. cutanea (*Cu*) entspringt; letztere anastomosirt nach hinten zu mit der A. epigastrica *E*, *Ov* A. A. ovaricae, *Cm* A. mesenterica, *H* A. hepatica, *I*, *I*, *I* zum Mitteldarm sich begebende A. A. intestinales, *M*, *M* Mastdarm-Arterien, *R*, *R* A. A. renales, *Ilc* A. iliaca communis, *Cr* A. cruralis, *Hy* A. hypogastrica, *A*, *A* Allantoisarterien, *Aoc* Aorta caudalis. Bezeichnungen des Tract. intestin. *P* Pharynx und Schlund, *m* Magen, *p* Pancreas, *l* Leber, *d*, *d* Dünn- oder Mitteldarm, *e*, *e* Enddarm, *Bl* Harnblase, *Cl* Cloake.

Bei Amphibien und Sauropsiden geht der Hauptstrom des arteriellen Blutes zur hinteren Extremität durch die Art. ischiadica, ein Verhalten, welches auch gewisse Embryonalstadien der Säugethiere und wahrscheinlich auch des Menschen charakterisirt. Nur so lassen sich jene, allerdings sehr seltenen Anomalieen beim Menschen, wo die betreffenden Gefässverhältnisse auch beim Erwachsenen persistiren, erklären. — Indem bei den Embryonen der Säugethiere die anfangs schwache und kurze A. femoralis später in der Regio poplitea Verbindungen mit der Ischiadica gewinnt, geht das proximale Stück der letzteren einem allmählichen Schwund entgegen, während die sich immer mehr entfaltende A. femoralis functionell an ihre Stelle tritt. Sehr wahrscheinlich waren es Ursachen mechanischer Natur, welche bei den Vorfahren der Säuger zu einem Wechsel des Hauptschlagaderstammes der hinteren Gliedmasse geführt haben.

Die A. iliaca externa ist ursprünglich bei Säugern, wie bei Chamaeleo, dem Frosch und Salamander bekanntlich nur ein Zweig der A. iliaca communis und unterscheidet sich dadurch wesentlich von der A. cruralis (Iliaca externa) der Vögel und vieler Reptilien, welche — und das gilt auch für die A. ischiadica — aus einer selbständigen segmentalen Arterie hervorgegangen ist. Während also bei letzteren mehrere segmentale Arterien in die Anlage der hinteren Extremität übergreifen und so, zusammt dem Nervenplexus, auf ihre ursprünglich polymere Natur zurückweisen, gilt dies bei Säugern nur für eine einzige, segmentale Arterie, wenn es sich nämlich herausstellen sollte — und Vieles spricht dafür —, dass die A. iliaca communis derselben als eine solche aufzufassen ist (Hochstetter).

Venensystem.

Fische.

Das Venensystem der Fische und speciell dasjenige der Selachier hat von Seiten F. Hochstetter's und Rabl's eine vorzügliche Bearbeitung erfahren, und ich lege der folgenden Darstellung die Beobachtungen des letztgenannten Autors zu Grunde. Zugleich verweise ich auf die Figur 340, welche zwölf Entwicklungsstadien aufweist.

Die zuerst in die Erscheinung tretenden Venen sind die Venae omphalo-mesentericae. Diese sammeln ihre Wurzeln theils an den Seitenwänden des Darmes, theils an der Oberfläche des Dotters. Sie senken sich in das Herz ein und sind in der ersten Zeit ihrer Bildung von gleicher Weite (Stadium I). Später aber wird die linke erheblich weiter, während die rechte in der Entwicklung immer mehr zurückbleibt. (Wie sich während dieses Vorganges die Verhältnisse des Dotterkreislaufs gestalten, soll hier nicht näher untersucht werden.)

Indem nun die linke Vene immer weiter nach hinten wächst, erreicht sie die hintere Darmpforte, erweitert sich hier zu einem langgestreckten Sack und läuft schliesslich in zwei Venen aus, die an der rechten und linken Seite des Darmes gelegen sind und mit den distalen Enden der Aorten in mehrfache Anastomose treten. Diese beiden Venen sind die **Subintestinalvenen** der Autoren. Ob auch die rechte Omphalomesenterica nach hinten wächst und mit dem erwähnten Venensack in Verbindung tritt, lässt sich bis jetzt nicht entscheiden, es ist dies indessen nicht sehr wahrscheinlich.

In jenen Venensack münden ausser den Subintestinalvenen auch die Dottervenen ein; die grösste von ihnen (Hauptwurzel der linken V. omphalo-mesenterica) liegt an der linken Seite der hinteren Darmpforte (Stadium III).

Im weiteren Lauf der Entwicklung zieht sich der Dotterstiel allmählich von hinten nach vorne zusammen, sodass die Einmündungsstelle der Dottervenen in den Stamm der linken Vena omphalo-mesenterica immer mehr nach vorne rückt, während sich gleichzeitig die Subintestinalvenen stetig verlängern und Queranastomosen zwischen einander bilden (Stadium IV). Während dieses Processes beginnt der erwähnte Venensack allmählich zu verschwinden und wird, wie es scheint, bei der Bildung des unpaaren Abschnittes der Subintestinalvene verwendet.

Sobald sich die Leber zu bilden beginnt, liegt die linke starke V. omphalo-mesenterica der dorsalen Fläche des linken, die schwache rechte der dorsalen Fläche des rechten Leberdivertikels auf. Die bis zur hinteren Darmpforte reichende linke Vene nimmt hier einerseits die Dottervenen, andererseits die Subintestinalvene auf. Letztere ist jetzt zu einem einfachen unpaaren Gefäss geworden, welches an der ventralen Seite des postanalen Darmes beginnt, weiterhin die Cloakengegend gabelig umgreift und dann unter beharrlicher Aufnahme von Darmgefässen wieder als unpaarer Stamm zur hinteren Darmpforte zieht, wo sie die erwähnte Einmündung erfährt (Stadium V).

Wann sich die Urniere zu bilden beginnt, so sieht man jederseits in die dorsale Wand des Sinus venosus des Herzens ein kleines Gefäss einmünden: die Anlage des **Ductus Cuvieri.** Jedes dieser beiden Gefässe setzt sich aus einer vorderen und hinteren Wurzel, den Anlagen der vorderen und hinteren **Cardinalvene** zusammen. Die vorderen, dem Hirnrohr und den Ganglienanlagen entlang ziehend, zeigen ursprünglich eine bedeutendere Länge als die hintere, welche erst später bis zur Cloake auswächst und ihre Lage dorsal von der Urniere gewinnt. Ueber die Bildungsgeschichte der Cardinalvenen ist nichts Sicheres bekannt, wahrscheinlich entstehen sie aus einer Verbindung der Intersegmentalgefässe („Interprotovertebralarterien" der Autoren) und fliessen erst secundär mit den Cuvier'schen Gängen zusammen. Die vorderen Cardinalvenen entsprechen den Venae jugulares.

Zur Zeit, wann aus den beiden Leberdivertikeln die Leberschläuche hervorzusprossen beginnen, bilden sich von der linken V. omphalo-mesenterica Gefässe zwischen diese Schläuche hinein; der Stamm der Vene behält dabei seine ursprüngliche Lage bei (Stadium VII).

Nachdem der postanale Darm geschwunden ist, wird der früher in seinem Bereich gelegene Abschnitt der Subintestinalvene zur Vena caudalis, welche in Folge dessen jetzt direct unter der Aorta liegt. An der Schwanzwurzel umgreift sie mit einer Doppelgabel die Cloake und läuft dann als unpaare ventrale Subintestinalvene nach vorne und vereinigt sich an der linken Seite des Pankreas mit der mächtigen Dottervene zur Vena omphalo-mesenterica. Letztere wird durch das Aussprossen der Leberschläuche immer mehr von der Oberfläche ab und nach der Tiefe gedrängt und entwickelt zwischen den Leberschläuchen ein reiches Gefässnetz, welches nicht nur mit der linken V. omphalo-mesenterica zusammenhängt, sondern in welchem auch die rechte V. omphalo-mesenterica wurzelt. Damit beginnt die Bildung des **Leberpfortaderkreislaufes.**

Im Gebiet der vorderen Cardinalvenen spielen sich keine wichtigen Veränderungen mehr ab, zwischen den hinteren kommt es aber zu Anastomosenbildungen, und ausserdem hat sich dorsal von der Cloake der unpaare, dorsale Abschnitt der Caudalvene mit den distalen Enden der beiden hinteren Cardinalvenen in Verbindung gesetzt. Das Blut der Caudalvene hat also auf diese Weise zwei Abzugswege erhalten; erstens den ursprünglichen, welcher in die Subintestinalvene führt und zweitens einen neuen, der das Blut in die hintere Cardinalvene leitet.

Was die linke V. omphalo-mesenterica betrifft, so giebt dieselbe, unmittelbar nach der Aufnahme der Dottervene, bei ihrem Eintritt in die Leber, einen starken Ast nach der rechten Seite ab. Dieser durchläuft das Leberparenchym und setzt sich in die kurze rechte Omphalo-

mesenterica, welche jetzt beträchtlich an Umfang gewinnt, fort. Die eigentliche Fortsetzung des Stammes der linken V. omphalo-mesenterica durchsetzt die Leber, um ähnlich, wie die rechte, in die hintere Wand des Sinus venosus cordis einzumünden (Stadium VIII).

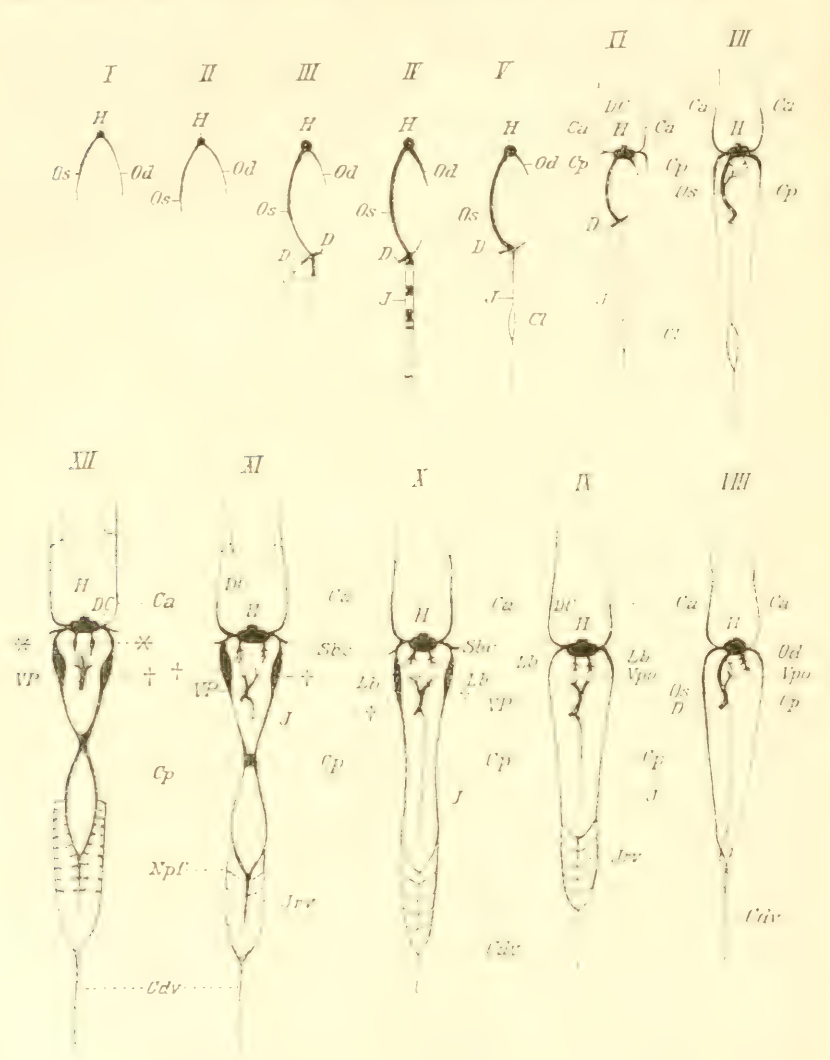


Fig. 340. Eine Reihe von Entwicklungsstadien des Venensystems der Selachier. I—XI nach RABL, XII nach F. HOCHSTETTER. *Ca*, *Cp* Vordere und hintere Cardinalvenen, *Cdv* Caudalvene, *D*, *D* Dottervene, *DC* Ductus Cuvieri, *Cl* Cloakengegend, *H* Herz bezw. Sinus venosus cordis, *J* Subintestinalvene, *Jrv* Interrenalvene, *Lb* Lebervenen, ** Lebervenen-Sinus, *Npf* Nierenpfortaderkreislauf, *VP* Vena portarum, *Vpo* Capillarität des Venenpfortaderkreislaufs, † Cardinalvenensinus, *Sbc* Vena subclavia, *Os*, *Od* V. omphalo-mesenterica dextra und sinistra.

Die nächstfolgenden Veränderungen führen zur vollständigen Einbeziehung der Caudalvene in das Gebiet der hinteren Cardinalvenen und zur Trennung vom Gebiet der Subintestinalvene. In Folge dessen

nimmt die Subintestinalvene an Umfang immer mehr ab, während sich die Cardinalvenen ausdehnen. Zugleich setzt sich von jetzt an die Caudalvene als ein voluminöses unpaares Gefäss noch bis in die Höhe des proximalen Endes der Bauchflossen zwischen den Urnieren [dorsal von der Gekröswurzel] fort. Rabl nennt diesen Abschnitt des Gefässes Interrenalvene und vermuthet, dass seine Entstehung auf die die Cardinalvenen verbindenden Queranastomosen, welche zu einem Längsstamm zusammenfliessen, zurückzuführen sei.

Späterhin verliert sich die linke Vena omphalo-mesenterica vollständig im Gefässnetz der Leber, und aus diesem gehen nach vorne zwei gleich starke Venen hervor, welche in den Sinus venosus des Herzens einmünden. Damit ist der Leberpfortaderkreislauf zur vollen Ausbildung gelangt, und es geht aus dem Gesagten hervor, dass die **Vena portae** aus der linken Vena omphalo-mesenterica, die beiden Lebervenen aus dem proximalen Ende der linken, beziehungsweise aus dem kurzen Stamm der rechten Vena omphalo-mesenterica entstanden sind (Stadium IX).

Nun beginnen sich bald darauf die hinteren Cardinalvenen an ihrem proximalen Ende spindelförmig zu erweitern, und eine ähnliche Erweiterung erfahren auch die beiden Lebervenen vor ihrem Eintritt in den Sinus venosus (Bildung des Cardinalvenen- und Lebervenensinus). — In den proximalen Theil des Cardinalvenensinus mündet die Vena subclavia ein. Ausserdem tritt in den Ductus Cuvieri eine Vene, die nach hinten bis zu den Bauchflossen zu verfolgen ist und deren Lage unter der Muskulatur der vorderen Bauchwand es nicht zweifelhaft erscheinen lässt, dass man es hier mit der Parietal- oder Seitenvene, welche in der Abdominalvene der Amphibien und der Umbilicalvene der Amnioten ihr Analogon besitzt, zu thun hat. (Auf diese Vene ist in der Fig. 340 keine Rücksicht genommen.) (Stadium X.)

Nun geht das Venenseptum vollends seiner Ausbildung entgegen. Die Cardinalvenen- und Lebervenensinus nehmen an Ausdehnung zu, die hinteren Cardinalvenen treten dorsal vom Magen miteinander in breite Verbindung, und es kommt zur Ausbildung eines **Nierenpfortaderkreislaufes** zwischen den Caudalvenen bezw. der Interrenalvene einer- und den distalen Enden der hinteren Cardinalvenen andererseits (Stadium XI). Ganz zuletzt erfolgt die vollständige Unterbrechung zwischen Caudal- und Interrenalvene, oder wenigstens die Unterbrechung auf eine längere Strecke (Stadium XII).

Dipnoi.

Die Vena caudalis theilt sich bei Dipnoërn ebenfalls nach vorne zu in die zwei Nierenpfortadervenen, welche übrigens auch Blut aus der Körperwand und dem Urogenitalapparat aufnehmen. Vom proximalen Theil der Niere zieht (vergl. Fig. 342 A) jederseits ein Venenstamm herzwärts. Der linke entspricht in seiner ganzen Ausdehnung der linken hinteren Cardinalvene und mündet vorne in den Ductus Cuvieri. Der rechte Venenstamm, welcher ein ungleich stärkeres Kaliber aufweist als der linke, ist in seinem hinteren Abschnitt offenbar aus der Nierenportion der rechten hinteren Cardinalvene, in seinem vorderen, in den dorsalen Leberrand eingebetteten Abschnitt aber aus einer selbständigen Anlage (Leberabschnitt der

V. cava inferior) hervorgegangen zu denken. Das charakteristische Hohlvenengekröse (HOCHSTETTER) ist auch bei Protopterus vorhanden. Dieses Verhalten schliesst an die beim Frosch hie und da zu beobachtenden Fälle an, wo die linke Azygos persistirt, nur dass es dann hier zu einem Zusammenfluss des Nierenabschnittes der hinteren Cardinalvenen zu einem unpaaren Längsstamm kommt, während es sich bei Protopterus nur um einige Queranastomosen zwischen jenen beiden Venen handelt (W. N. PARKER).

Amphibien.

Was die **Amphibien** anbelangt, so ergeben sich bei einem Studium der Entwicklungsgeschichte ihres Venensystems noch viele Anklänge an Petromyzonten- und Selachier-Embryonen. Später machen sich allerdings gewisse Unterschiede bemerklich, und diese beruhen vor Allem in der weiteren Fortbildung der **V. cava inferior.**

Nach GÖTTE bildet sich, unter gleichzeitiger Verlagerung der Leber auf die rechte Seite, die hintere Hohlvene der Amphibien aus der rechten Darmlebervene und der rechten Cardinalvene, und damit stimmen auch die Angaben HOCHSTETTER's bezüglich der Entwicklung des proximalen Abschnittes der hinteren Hohlvene bei Säugern und Reptilien überein (s. später). Nur das vorderste, bei Amphibien wie bei allen Amnioten in das caudale Ende („Lobus descendens" hepatis, KLAATSCH) der Leber sich einsenkende und im dorsalen Lebergekröse verlaufende Stück soll selbständig entstehen. Die linke Darmlebervene wird (im Gegensatz zu Petromyzonten) bei Amphibien zur Leberpfortader, und die hierin sich aussprechende Differenz beruht nach GÖTTE auf der Verschiedenheit der Entwicklung des Lebergekröses[1]) (vergl. auch die Arbeit von KLAATSCH über die Mesenterialbildungen).

Bei der Anlage der unteren Hohlvene gehen nun aber bei den Urodelen, und unter den einheimischen Anuren bei Bombinator, die in dieser Rumpfgegend liegenden Abschnitte der Cardinalvenen nicht etwa zu Grunde[2]), sondern persistiren als die rechts und links von der Aorta liegende **Azygos dextra** und **sinistra.** Diese Venen, die auch (Tritonen) zu einem unpaaren Gefässe verschmelzen können, beziehen das Blut aus den Leibesdecken, aus dem

[1]) Ja selbst bei Petromyzon, wo eine hintere Hohlvene noch gar nicht zur Entwicklung kommt, sind die Bedingungen dazu in dem dorsalen Lebergekröse bereits gegeben.

Das Venensystem der Anamnia und z. Th. auch dasjenige der Amnioten hat durch F. HOCHSTETTER eine gründliche Durcharbeitung erfahren, und seine Resultate liegen meiner Darstellung grossentheils zu Grunde. Ausserdem verdanke ich dem genannten Autor sehr werthvolle briefliche Notizen über die hinteren Cardinalvenen und die Venae vertebrales posteriores der Amnioten.

[2]) Bei allen übrigen einheimischen Anuren ist dies wirklich der Fall, sodass hier von der Existenz eines Azygossystems keine Rede sein kann. Ausnahmen sind übrigens bei Rana temporaria, Bombinator bombinus u. a. beobachtet, in welchem Fall sogar ein die Venae advehentes der Niere mit den hinteren Cardinalvenen verbindender Hauptstamm persistirte (G. B. HOWES).

Aehnliches beobachtete W. N. PARKER an Rana temporaria. In dem betr. Fall fehlte der Stamm der V. cava inferior vollkommen, und die anscheinende Azygos war nichts Anderes als die persistirende linke hintere Cardinalvene, mit welcher der Nierenabschnitt der rechten Cardinalvene verschmolzen sein musste. Der vordere Abschnitt der letzteren war verschwunden. (Vgl. auch die Arbeit von ZANDER und STIEDA.)

Spinalcanal, z. Th. auch aus den Oviducten, und stehen mit der Cava inferior in vielfacher Verbindung. Sie laufen nach vorne, also kopfwärts, und münden mit den Venen der vorderen Extremität (V. subclaviae) zu einem Stamme zusammen. Dabei treten sie,

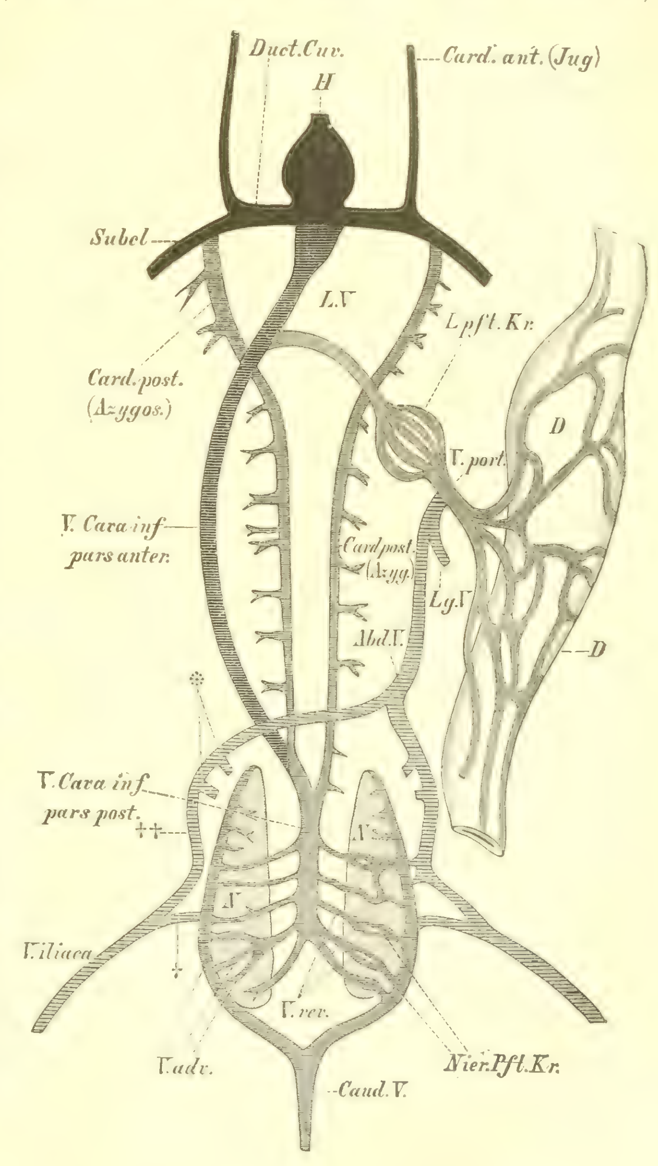


Fig. 341. Schematische Darstellung des Venensystems von Salamandra maculosa. *Caud. V.* Caudalvene, die sich am hinteren Umfang der Nieren (*N, N*) theilt, *V. adv.*, *V. rev.* Venae advehentes und revehentes des Nierenpfortaderkreislaufs (*Nier. Pft. Kr.*), *V. iliaca*, welche sich in einen hinteren (†) und vorderen (††) Ast theilt; ersterer tritt zur Niere, letzterer confluirt mit seinem Gegenstück zur Bildung der Abdominalvene (*Abd. V.*), letztere bezieht ihr Blut auch noch durch die Zweige * von der Cloake, der Blase und dem hinteren Abschnitt des Enddarmes. Der hintere und vordere Abschnitt der hinteren Hohlvene ist mit *V. cava inf. pars post.* und *pars anter.* bezeichnet. *Card. ant.* (*Jug*) und *Card. post.* (*Azygos*) bedeutet die vordere und hintere Cardinalvene, resp. Jugularis und Azygos. *Subcl* Subclavia, *Duct. Cuv.*, Ductus Cuvieri, *H* Herz, *D*, *D* Darm, von dem die Pfortader *V.e port.* entspringt, *Lg* Längsvene des Darmes, *Lpft. Kr.* Leberpfortader-Kreislauf, *L. V.* Lebervene.

was ihr Volum betrifft, hinter der Vena cava inferior, die nun eine immer grössere Rolle zu spielen berufen ist, stark zurück. Wenn es — und das ist in Ausnahmefällen wirklich zu beobachten — nicht zur Entwicklung jenes vorderen, selbständigen Abschnittes der hinteren Hohlvene kommt, so vermögen sie, stark heranwachsend, vicarirend für dieselbe einzutreten.

Die untere oder hintere Hohlvene der Amphibien bezieht ihr Blut aus den Nieren, aus dem Fettkörper und aus dem Geschlechtsapparat, spielt also auch physiologisch ganz die Rolle der aus den Venae revehentes der Niere hervorgehenden hinteren Cardinalvenen der Fische. Auch in der Zufuhr des venösen Nierenblutes, d. h. in der Bildung der Venae advehentes, existiren viele Uebereinstimmungen mit den Fischen. Es handelt sich dabei vor Allem um die Vena caudalis, doch kommen dazu auch noch die Venen der hinteren Extremität, die Venae iliacae. So existirt also auch bei Amphibien ein **Nierenpfortaderkreislauf**.

Endlich ist noch der **Abdominalvene** zu gedenken, welche das Blut aus der Cloaken-, Blasen-, hinteren Enddarmgegend, sowie aus den Bauchdecken aufnimmt. Sie ist ihrer Anlage nach eigentlich paarig (vergl. auch die Fische), zieht an der ventralen Seite des Rumpfes subperitoneal nach vorne und mündet (zusammen mit einer bei Urodelen existirenden Längsvene des Darmes, d. h. einem Ueberbleibsel der Vena omphalo-mesenterica, an der concaven (dorsalen) Leberfläche in die Pfortader.

Im Uebrigen — und ich habe dabei namentlich die vom Kopf und Hals her kommenden venösen Ströme, sowie das Pfortadersystem des Darmes resp. der Leber im Auge — ist bei den Amphibien im Vergleich mit dem venösen System der Fische nichts Nennenswerthes zu melden (vergl. Fig. 340 und 341).

Amnioten.

Bei den **Amnioten** entstehen von allen Körpervenen zuerst die vorderen Cardinalvenen, und unmittelbar darauf folgen die hinteren nach. Wie bei den Anamnia, so vereinigen sich auch hier in fötaler Zeit beide Venenpaare in der Höhe des Herzens zu den anfangs querliegenden Ductus Cuvieri (vergl. Fig. 340, 341).

Die rasch kräftig heranwachsenden Venae cardinales posteriores verlaufen, wie überall, zu beiden Seiten der Aorta und beziehen ihr Blut vorzugsweise aus der Urniere. Später ergiesst sich auch immer mehr das Blut des Rumpfes in dieselben, und mit dem Erscheinen der Extremitätenanlagen werden sie noch durch weitere Zweige aus diesen verstärkt. Was die hintere Extremität anbelangt, so handelt es sich zunächst um die V. hypogastrica[1]). Erst später tritt noch die V. iliaca (V. cruralis) hinzu, wodurch das Wurzelgebiet der hinteren Cardinalvene noch eine weitere Verstärkung erfährt.

Was die Anlage der hinteren Hohlvene bei Amnioten und speciell beim Kaninchen betrifft, so erfolgt sie nach Hochstetter derart, dass sie in Gestalt eines kleinen, mit seinem Vorderende in der Lebersubstanz liegenden Gefässes vom Ductus venosus Arantii aus rechts und ventral von der Aorta zwischen beiden Urnieren eine Strecke weit bis hinter die Abgangsstelle der Arteria mesenterica superior aus der Aorta nach rückwärts zieht. Wenn das Gefäss etwas stärker wird, verbindet es sich durch zwei anfangs ganz dünne, die Aorta seitlich umgreifende Anastomosen mit den zu beiden Seiten der

[1]) Nicht nur die Vene der hinteren, sondern auch diejenige der vorderen Extremität, d. h. die V. subclavia, ergiesst sich um diese Zeit in die hinteren Cardinalvenen. So wenigstens beim Hühnchen (Hochstetter).

Aorta gelegenen Cardinalvenen. Letztere sind um diese Zeit noch sehr weit, verlieren aber in ihrem vorderen, der Urniere entsprechenden Abschnitte um so mehr an Volum, als sich jene Verbindungsstücke erweitern, sodass das Blut aus dem hinteren Körperabschnitte und den Urnieren jetzt durch die Hohlvene dem Herzen zugeführt wird. Endlich schwinden die vorderen Abschnitte der hinteren Cardinalvenen

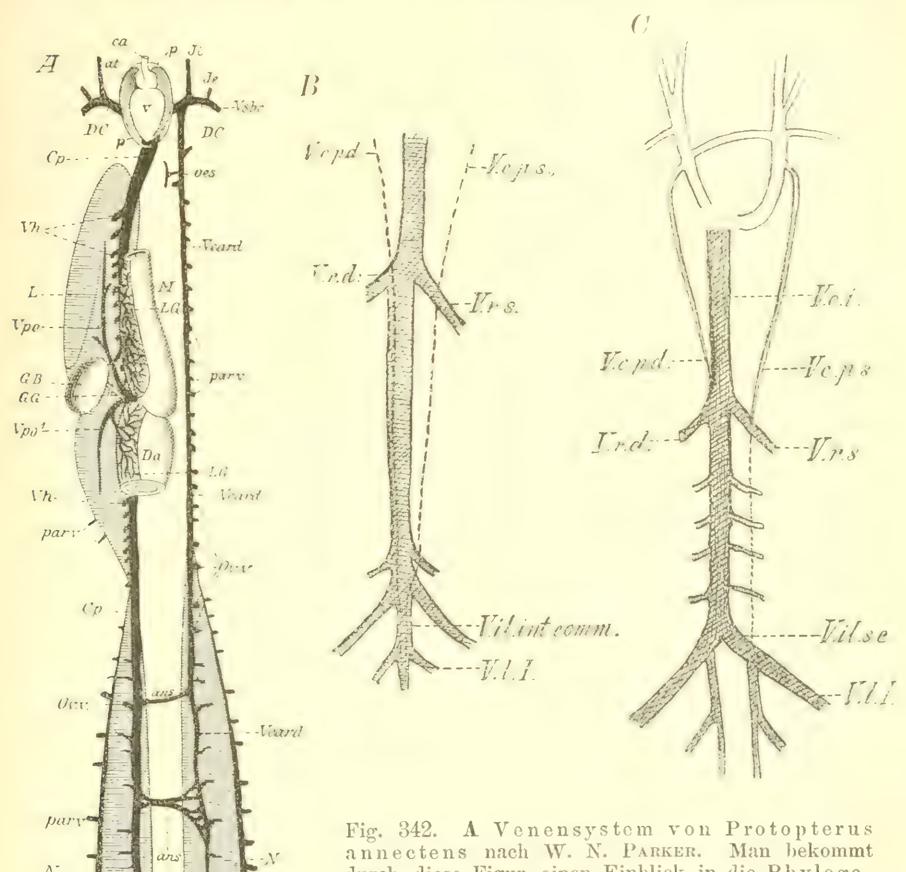


Fig. 342. **A** Venensystem von Protopterus annectens nach W. N. Parker. Man bekommt durch diese Figur einen Einblick in die Phylogenese der Vena cava inferior s. posterior. *v* Ventrikel, *at* Atrium des Herzens, *p* Pericard, *ca* Conus arteriosus, *Ji*, *Je* V. jugularis interna und externa, *Vsbc* V. subclavia, *DC*, *DC* Ductus Cuvieri, *Cp* Vena cava posterior, *Vh*, *Vh* Venae hepaticae, *L* Leber, *GB* Gallenblase, *GG* Gallenausführungsgänge, *M* Magen, *Da* Darm. Auf beiden ist das lymphadenoide Organ (*LG*) eingezeichnet, aus welchem die Pfortader (*Vpo*, *Vpo*[1]) ihr Blut bezieht. *par.v* Parietal-, d. h. aus der Körperwand das Blut aufnehmende Venen, *Ov.v* Venen des Ovariums, *N*, *N* Nieren, *BV* Beckenvene, *V.caud* V. caudalis, *V.ren.port* Pfortader der Niere, *oes* Venen des Oesophagus, *Vcard* Vena cardinalis, welche in ihrem hinteren Bezirk mit der Vena cava posterior durch Queranastomosen (*ans*) verbunden ist. **B** (Kaninchen), **C** (Mensch). Bildung der hinteren Hohlvene. Schema nach Hochstetter. *V.r.d*, *V.r.s* Vena renalis dextra und sinistra, *V.il.s.c* V. iliaca communis sinistra, *V.l.I* V. lumbalis I., *V.c.i* V. cava inferior, *V.c.p.d*, *V.c.p.s* V. cardinalis posterior dextra und sinistra, *V.il.int.comm* V. iliaca interna communis.

fast spurlos, sodass die hintere Hohlvene nach rückwärts durch die Urnierenabschnitte der hinteren Cardinalvenen fortgesetzt wird. Mit dem Auftreten der bleibenden Nieren hat sich zu diesen jederseits von dem Vereinigungswinkel des Hohlvenenastes mit der V. cardinalis posterior aus ein Ast gebildet. Zugleich haben sich die Beckenabschnitte der hinteren Cardinalvenen hinter der Theilungsstelle der Aorta vor der Arteria sacralis media bis zur Berührung ihrer Wände genähert.

An dieser Berührungsstelle schwindet endlich die ohnehin nur ganz dünne Scheidewand zwischen diesen beiden Gefässen, sodass jetzt das Blut aus der linken hinteren Extremität und der linken Beckenhälfte nach rechts hin abfliessen kann, während der Urnierenabschnitt der linken hinteren Cardinalvene, indem auch die Urnieren sich allmählich rückbilden, ihre Verbindung mit den Beckengefässen aufgiebt und schliesslich vollständig bis an die Abgangsstelle der Nierenvene hin schwindet. Nicht selten erhalten sich Spuren von ihr auch noch in nachembryonaler Zeit. — Der Urnierenabschnitt der rechten hinteren Cardinalvene bleibt zeitlebens erhalten und stellt den hinteren Abschnitt der V. cava posterior dar, welcher somit genetisch aus zwei verschiedenen Abschnitten besteht.

Ohne Zweifel erfolgt die Bildung der hinteren Hohlvene bei sämmtlichen Säugern in gleicher Weise, nur tritt bei den meisten, wo eine V. iliaca interna communis (Krause) wie beim Kaninchen nicht existirt, eine Verschmelzung des Beckenabschnittes der Cardinalvenen nicht ein, sondern es bildet sich unmittelbar hinter der Theilungsstelle der Aorta vor der A. sacralis media eine quere Anastomose zwischen den beiden Cardinalvenen heraus, die später zur V. iliaca communis sinistra wird und das Blut der linken hinteren Extremität und linken Beckenhälfte nach rechts hinüber leitet.

Nach der gegebenen Schilderung erklärt sich nun auch auf die einfachste Weise das Vorkommen einer Verdoppelung der hinteren Hohlvene von den Nierenvenen an, sowie eine links von der Aorta gelegene V. cava inferior, welche erst nach Aufnahme der linken Nierenvene die Aorta kreuzt und nach Aufnahme der rechten Nierenvene in gewöhnlicher Weise an die Leber gelangt u. s. w.

Auch bei Amnioten (so wenigstens sicher bei den Vögeln) entwickelt sich vorübergehend ein Pfortadersystem der Urniere. Mit dem Auftreten der definitiven Niere geht letzteres eine Rückbildung ein, und das Blut des Beckens und der hinteren Extremität strömt auf dem Wege der V. hypogastrica und cruralis in die V. iliaca communis, welch letztere, wie schon erwähnt, von beiden Seiten her in die V. cava inferior einmündet.

In Folge des Schwundes der Urniere erfahren die Cardinalvenen bei den Mammalia, wie oben schon angedeutet, auf eine gewisse Strecke eine Verödung. Wie aber ihr hinteres, zur V. cava inferior abschwenkendes Wurzelgebiet als Vena hypogastrica und cruralis resp. als Vena iliaca erhalten bleibt, so gilt das auch für ihren vorderen, kopfwärts von den Urnieren liegenden Abschnitt. Bei Sauropsiden wird der betreffende Cardinalvenenabschnitt rückgebildet[1]). Hier treten neue Venen, die sogenannten **Venae verte-**

[1]) Der Grad der Rückbildung der betr. Abschnitte von den hinteren Cardinalvenen ist übrigens bei verschiedenen Sauropsiden ein sehr verschiedener.

brales posteriores, an ihre Stelle, und sie sind es nun, welche das venöse Blut aus den Wänden des Rumpfes und des Spinalcanales zum Herzen zurückführen.

Die Venae vertebrales posteriores, welche in morphologischer Beziehung nur von untergeordneter Bedeutung sind, zeigen in ihrem Vorkommen, sowie in ihrer Lage und Anordnung bei den einzelnen Formen eine überaus grosse Verschiedenheit, welche sich aus dem secundären Auftreten derselben erklärt. Der letzte Anstoss zu ihrer Entstehung liegt stets in der Rückbildung der Urniere und der damit in Verbindung stehenden Rückbildung des vorderen Abschnittes der hinteren Cardinalvenen, d. h. durch diesen Vorgang wird der Abfluss des venösen Blutes nicht nur der Urniere, sondern ebenso des Rumpfes und der Wirbelsäule gegen die Cardinalvenen hin erschwert. In Folge dessen bilden sich verschiedenerlei neue Bahnen, um das venöse Blut zum Herzen zu führen. Beim Frosch z. B. (und dies erfolgt nebenbei auch bei den meisten Amnioten) erweitern sich die Venen innerhalb des Wirbelcanales und leiten das Blut entweder nach rückwärts durch die Lendenvenen in die Venae renales advehentes oder durch die vordersten Intercostalvenen in die Subclavien. Es kommt also hier nicht zur Entwicklung von V. vertebrales posteriores. In anderen Fällen entwickeln sich neben der Erweiterung der Venen des Wirbelcanales auch noch Längsanastomosen zwischen den einzelnen Intercostalvenen, die dann zu beiden Seiten der Wirbelsäule [bald ventral von den Rippenursprüngen (Lacerta), bald dorsal davon (Testudo)] alle zusammen die Venae vertebrales posteriores darstellen (Hochstetter).

In gewissen Fällen kommt es auch zu Verbindungen der V. intercostales (Schlangen) resp. der hinteren Vertebralvenen mit dem Pfortadersystem.

Wenn man nun aber die besprochenen Venen der Reptilien und Vögel als Venae vertebrales ganz passend bezeichnen kann, so darf man diese Bezeichnung für die V. **azygos** und **hemiazygos** der Säuger nicht wählen. Diese beiden Venen sind nämlich, soweit sie an der vorderen Fläche der Brustwirbel neben der Aorta verlaufen, sowie in ihrem Mündungsstück in die oberen Hohlvenen, wie oben schon bemerkt, Reste der hinteren Cardinalvenen. Die auch im Bereich der letzteren vorkommenden Rückbildungen sind zumeist auf die Rückbildung der linken oberen Hohlvene zurückzuführen. In Folge davon wird der Abfluss des venösen Blutes aus bestimmten Intercostalvenengebieten durch ähnliche Längsanastomosen-Bildungen vermittelt, wie sie bei den Reptilien vorkommen. Dieselben liegen aber dann nicht mehr neben der Aorta, sondern zur Seite der Wirbelkörper, ventral von den Köpfchen der Rippen, und unterscheiden sich demnach schon durch ihre Lage von den aus den Cardinalvenen hervorgegangenen Gefässabschnitten. Dazu kommen dann noch Anastomosenbildungen (gewöhnlich eine) zwischen den Cardinalvenenresten der beiden Seiten und der Anschluss einer (bei verschiedenen Formen verschieden gebildeten) Längsanastomosenkette jederseits zwischen den Lumbalvenen, welche beim Menschen als Vena lumbalis ascendens bezeichnet wird, und die an der ventralen Seite des Processus laterales der Lendenwirbel neben deren Körpern gelagert ist. Diese paarige Vene nun, welche von manchen Autoren als Rest der hinteren Cardinalvenen aufgefasst wird, ist ein Gefäss von ganz untergeordneter Bedeutung, verdankt aber offenbar ähnlichen mechanischen Gründen ihre

Entstehung, wie die Venae vertebrales posteriores der Reptilien.

Was die **oberen Hohlvenen** anbelangt, so entstehen sie im Wesentlichen aus den CUVIER'schen Gängen. Diese, welche allmählich eine schiefe, mehr nach rückwärts gerichtete Lage einnehmen, erhalten von dem sich stetig vergrössernden Kopf, Hals und der vorderen Extremität her, d. h. also durch die Vena jugularis und Subclavia, immer grössere Blutmassen, während die Zufuhr von Seiten der hinteren Cardinalvenen, für welche ja die untere Hohlvene ergänzend eingetreten ist, eine bedeutende Beschränkung erfährt.

Bei den Reptilien, Vögeln und vielen Säugern bleiben zwei obere Hohlvenen zeitlebens erhalten, bei gewissen Säugethieren aber, und so auch beim Menschen, kommt es zu einer theilweisen Rückbildung der linken oberen Hohlvene. Eingeleitet wird dieselbe dadurch, dass von letzterer eine quere Anastomose zur rechten oberen Hohlvene herüberwächst, wodurch diese an Ausdehnung gewinnt, während links eine allmähliche Verödung eintritt. Schliesslich erhält sich von der linken oberen Hohlvene nur noch ihr in die Kranzfurche des Herzens eingeschlossener Endabschnitt. Dieser nimmt das venöse Blut des Herzens auf und persistirt als **Vena coronaria cordis** (Fig. 342). Dieser Rückbildungsprocess hat, wie oben schon angedeutet, einen zweiten im Bereich des vorderen Abschnittes der linken Azygos zur Folge; sie verödet an jener Stelle, und ihr Blut fliesst nun durch eine secundär entstandene Queranastomose zur rechten Azygos. Die linke heisst von nun an Hemiazygos.

Zum Schluss noch ein Wort über den schon öfter erwähnten **Leberpfortaderkreislauf.**

Die ersten auftretenden Venen sind bei allen Amnioten die **Dottervenen** oder **Venae omphalo-mesentericae**. Sie sammeln das Blut aus dem Gefässhof des Dotters und führen es in zwei mächtigen, zu beiden Seiten der Darmrinne verlaufenden Gefässen kopfwärts. Hinter dem Herzen, ventral vom Darm, vereinigen sich beide zu einem gemeinsamen Stamm, und dieser mündet in den Sinus venosus des Herzens ein. Die vom Darm aussprossende Leber umwächst nun die vereinten Dottervenen, und diese schicken Zweige in die Lebersubstanz hinein (Venae advehentes); andererseits nehmen sie aus derselben venöse Bahnen (Venae revehentes) auf, aus welch letzteren sich später die **Lebervenen**, eine rechte und eine linke, bilden. Dabei geht der venöse Hauptstamm der Dottervene, soweit er innerhalb des Lebergewebes liegt, eine Rückbildung ein, bis er schliesslich ganz schwindet, sodass jetzt alles Blut der Venae omphalo-mesentericae auf dem Wege der Venae advehentes und revehentes die Lebercapillarität durchsetzen muss. Dasselbe gilt für die **Vena mesenterica**, welche sich unterdessen im Bereich des Darmes entwickelt hat und welche, von hier aus das venöse Blut sammelnd, das eigentliche Wurzelgebiet der Pfortader darstellt. Ihr Endstück communicirt mit demjenigen Abschnitt der vereinigten Dottervenen, welcher eben im Begriff ist, sich in die Leber einzusenken, und das aus diesem Zusammenfluss hervorgehende starke Gefäss stellt den Stamm der **Pfortader** dar.

Während nun mit dem Schwund des Dottersackes das ausserhalb der Leber liegende Gebiet der Venae omphalo-mesentericae

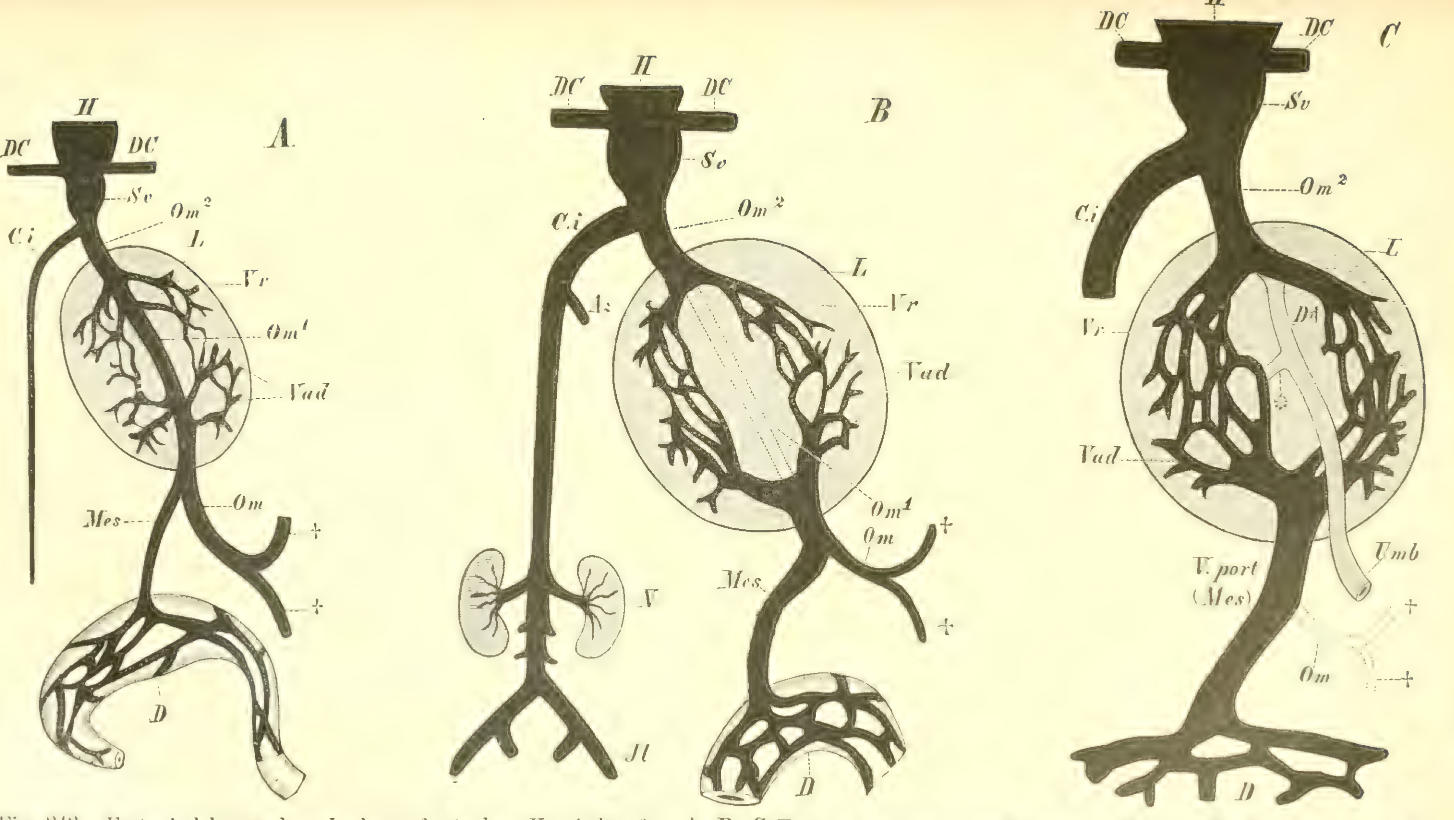


Fig. 343. Entwicklung des Leberpfortader-Kreislaufs. **A**, **B**, **C** Erstes, zweites, drittes Stadium. *H* Herz, *Sv* Sinus venosus, *DC DC* Ductus Cuvieri, *Ci* Cava inferior, *L* Leber, *Om*, Om^1, Om^2 die drei Abschnitte der Vena omphalo-mesenterica: der erste zeigt noch bei †† seine ursprüngliche Doppelnatur. Im Stadium **B** kommt der zweite, in der Lebersubstanz liegende Abschnitt Om^1 zum Schwund, sodass jetzt *Om* und Om^2 nur durch Capillarität verbunden sind. Im Stadium **C** ist das Anfangsstück (*Om*) ganz geschwunden, dagegen hat sich die Nabelvene *Umb* entwickelt, *DA* Ductus venosus Arantii, * Verbindung der Nabelvene mit der Lebercapillarität, *Vr* Venae revehentes, *Vad* Venae advehentes, *Mes* V. mesenterica, spätere **V.** portarum (*V.port*), die das Blut aus dem Darm (*D*) bezieht, *Az* V. azygos, *Jl* V. iliaca, *N* Niere.

immer mehr verödet und allmählich zu Grunde geht, wird das ganze System der Venae advehentes schliesslich nur noch von dem mit dem Darm immer mehr sich vergrössernden Quellgebiet der Pfortader gespeist.

Zu den bis jetzt erwähnten grossen venösen Blutbahnen tritt nun noch eine weitere, nämlich die **Vena umbilicalis.** Auch sie ist, wie die Dottervenen, bei allen Amnioten ursprünglich paarig. Die beiden Umbilicalvenen entstehen von der Allantoisanlage aus, spielen aber in der ersten Zeit ihres Bestehens fast ausschliesslich die Rolle von Bauchwandvenen. Später erst mit dem zunehmenden Wachsthum der Allantois treten sie in immer wichtigere Beziehungen zu dieser, sowie auch unter Umständen zu den Chorionzotten und der Placenta. Mit anderen Worten: die Umbilicalvenen (resp. eine davon) bilden bei jenen Säugethieren, welche es zu einem Mutter- und Fruchtkuchen bringen, die wichtigen Abfuhrwege, auf welchen der Fötus das arterielle Blut seitens des mütterlichen Organismus erhält. Unter ebendenselben physiologischen Gesichtspunkt fällt der Allantoiskreislauf der Sauropsiden, wo die Oxydation des Blutes mittelst der durch die poröse Eischale hindurchtretenden Luft erfolgt. Dabei liegt das Gefässnetz der Allantois der Eischale innig an.

Anfangs münden nun beide Umbilicalvenen direct an jener Stelle des Sinus venosus des Herzens aus, wo sich die CUVIER'schen Gänge in letzteren einsenken, später aber (auf die höchst complicirten Einzelheiten kann hier nicht näher eingegangen werden) erleidet die rechte Umbilicalvene eine Rückbildung, während sich die linke mit dem Gefässnetz der Leber in Verbindung setzt und der eigentliche Stamm obliterirt.

In Folge dessen ist nun das Umbilicalblut, bevor es zum Herzen gelangt, gezwungen, den Leberkreislauf durchzumachen. Erst ganz allmählich kommt es zur Herausbildung einer directen Verbindung zwischen der schliesslich allein noch übrig bleibenden V. umbilicalis sinistra und jenem letzten, die Venae revehentes aufnehmenden Rest der vereinigten Dottervenen. Jene directe Blutbahn ist der **Ductus venosus Arantii**, und dessen Einmündung in den Stamm der Dottervene entspricht genau der Stelle, von welcher aus inzwischen schon längst die Cava inferior ihre Entstehung genommen hat. Wenn die definitiven Verhältnisse erreicht sind, so imponirt die untere Hohlvene als die Hauptbahn, in welche sich die aus dem System der Venae revehentes gebildete Vena hepatica dextra und sinistra einsenkt, während der Ductus venosus Arantii mit dem Aufhören des Allantois- resp. Placentarkreislaufes zu einem Bindegewebsstrang degenerirt.

Nach den schönen Untersuchungen F. HOCHSTETTER's besteht bei allen drei Klassen der Amnioten in der Anlage der Extremitätenvenen eine fast völlige Uebereinstimmung, und auch bei geschwänzten Amphibien (Tritonen) lässt sich derselbe Typus nicht verkennen. In Verfolgung des weiteren Entwicklungsganges jedoch treten zwischen den Amnioten und den genannten Anamnia bedeutende Verschiedenheiten auf, welche namentlich die Entwicklung des Gefässsystems der Zehen betreffen. Ob die bei den Embryonen der Fische auftretenden

Extremitätenvenen mit denen höherer Wirbelthierformen in Einklang gebracht werden können, müssen weitere Untersuchungen lehren; doch ist diese Möglichkeit nicht ausgeschlossen.

Bezüglich des Versuches einer Homologisirung der Extremitätenvenen des erwachsenen Menschen (Vena basilica, cephalica, saphena major und minor) muss auf die HOCHSTETTER'sche Originalarbeit verwiesen werden.

Wundernetze.

Unter Wundernetzen versteht man den plötzlichen Zerfall eines venösen oder arteriellen Gefässes in ein Büschel feiner Aeste, die, untereinander anastomosirend, schliesslich in ein Capillarnetz sich auflösen oder nach ihrer Auflösung wieder zu einem grösseren Gefässe confluiren. Im ersteren Fall spricht man von einem unipolaren, im letzteren von einem bipolaren Wundernetz. Handelt es sich nur um Arterien, oder nur um Venen, so hat man es mit einem Rete mirabile simplex, bei Mischung beiderlei Gefässe aber mit einem Rete mirabile duplex zu thun.

Die Wundernetze haben immer eine Verlangsamung des Blutstromes und dadurch eine Veränderung der Diffusionsverhältnisse zum Ziele. Sie finden sich äusserst zahlreich in der ganzen Wirbelthierreihe, und zwar an den allerverschiedensten Stellen des Körpers, wie z. B. in den Nieren, wo ihre soeben skizzirte physiologische Aufgabe am klarsten hervortritt; ferner an den Augenästen der Carotis interna, in der Pseudobranchie, und an den Gefässen der Schwimmblase der Fische, im Bereich der Intercostalarterien der Cetaceen, an der Pfortader etc. etc.

Beziehungen zwischen Mutter und Frucht in der gesammten Wirbelthierreihe.

Es mag hier der passende Ort sein, um der Beziehungen zwischen Mutter und Frucht zu gedenken. Dabei werde ich nicht etwa nur die placentalen Säugethiere berücksichtigen, sondern beabsichtige, den interessanten Stoff auf breiterer Grundlage zu behandeln.

I. Anamnia.

1) Selachier.

Bei gewissen lebendig gebärenden Haien, nämlich bei Mustelus laevis und Carcharias, greifen Falten und Runzeln des embryonalen Dottersackes in entsprechende Vertiefungen der Schleimhaut des Oviductes (sog. Uterus) ein. Hier wie dort ist ein grosser Blutreichthum vorhanden, und dabei senken sich die eng verflochtenen Gefässe des Dottersackes derartig in die mütterliche Mucosa hinein, dass der Eindruck entsteht, als handle es sich um jene Gebilde, die wir bei den Säugethieren als Cotyledonen kennen lernen werden. Offenbar handelt es sich also hier, wenn ich mich so ausdrücken darf, um den ersten schüchternen Versuch des Jungen, bei der Mutter zu Gaste zu sein.

2) Teleostier.

Bei der lebendig gebärenden Aalmutter oder Aalquappe (Zoarces viviparus)[1]) finden sich während der Schwangerschaft im Innern des Ovariums ausserordentlich blutreiche Zotten, welche aus den entleerten Follikeln (Corpora lutea) des Eierstockes hervorgegangen sind. Sie scheiden in die Höhlung des Ovariums eine seröse, trübe, reichlich von Blut- und Lymphzellen durchsetzte Flüssigkeit aus, von welcher die zahlreichen, zu dichten Klumpen zusammengeballten Embryonen umspült werden. Letztere führen Schluckbewegungen aus, und so gelangt jene Flüssigkeit in den Darm, in dessen letztem, blutreichen Abschnitt die Blutzellen verdaut werden.

Das Serum wird wohl schon vom Mitteldarm resorbirt (STUHLMANN). Ueber die Ausscheidungen (regressive Producte) der Zoarcesembryonen liegen noch keine sicheren Beobachtungen vor.

Das Ei der viviparen Cyprinodonten[2]) entwickelt sich innerhalb des blutreichen Follikels; es wird also eine ausreichende Ernährung für jedes einzelne sich entwickelnde Ei durch einfache Diffusion aus dem Blut stattfinden können. Auch bei einem nahen Verwandten des Zoarces, nämlich bei Clinus, ist eine ähnliche Ernährung der Jungen in den Follikeln mit grosser Wahrscheinlichkeit anzunehmen, und die Zahl der viviparen Arten in der Gruppe der Blenniiden wird sicherlich bei näherer Untersuchung noch als eine grössere sich herausstellen.

Endlich ist hier noch der vivipare Anableps zu erwähnen, dessen gefässreicher Dottersack Zotten erzeugt, mittelst deren die von den erweiterten Kammerwänden des Ovariums abgeschiedene Ernährungsflüssigkeit resorbirt wird.

3) Amphibien.

Bei Amphibien finden sich bei dem schwarzen Erdsalamander (Salamandra atra) ausserordentlich interessante Verhältnisse. Von den 40—60, jederseits in den Eileiter bezw. Uterus eintretenden Eiern entwickelt sich in der Regel in jedem der beiden Fruchtbehälter nur ein einziges, und zwar immer nur das unterste, dem Uterusausgang zunächst liegende Ei, während die übrigen Eier aufgelöst werden und zu einer gemeinschaftlichen Dottermasse zusammenfliessen. Hat der Embryo sein eigenes Dottermaterial aufgebraucht, so eignet er sich die übrige Dotterflüssigkeit des Uterus durch Verschlucken und Verdauen ebenfalls an, und ist dadurch im Stande, alle Entwicklungsstadien der Urodelenbrut bis zur Entwicklung eines luftathmenden Landsalamanders im Mutterleibe durchzumachen.

Diese Thatsachen sind schon in den dreissiger, vierziger und fünfziger Jahren dieses Jahrhunderts durch SCHREIBERS, CZERMAK und SIEBOLD festgestellt worden, allein bis auf die neueste Zeit war man über die dabei sich abspielenden, feineren, auf die Assimilations- und Respirationsverhältnisse des Embryos sich beziehenden Verhältnisse, wie auch über den physiologischen Connex zwischen Uterus-Mucosa

[1]) Wahrscheinlich handelt es sich bei den Embiotocoideae (HALCONOTI) um ähnliche oder gar gleiche Verhältnisse.

[2]) Ueber die Brutpflege des Bayre, eines grossen Welses der Gattung Arius, bei der das Männchen die extrem grossen, sich entwickelnden Eier im Maul mit sich herumträgt, sind weitere Nachrichten abzuwarten.

und Frucht, keineswegs im Klaren. Diese Lücke versuchte ich in einer im Jahre 1890 erschienenen Arbeit auszufüllen, und ich lasse hiermit die gewonnenen Resultate folgen.

Zur Zeit der beginnenden Schwangerschaft macht sich in dem an den eigentlichen Fruchtsack stossenden Abschnitt des Eileiters eine Einwanderung von Leukocyten bemerklich. Dieselben steigen von der Submucosa in die Falten der Schleimhaut hinauf und dringen so massenhaft zwischen die Epithelien ein, dass fast kein Intercellularraum von ihnen frei bleibt. Eine Durchwanderung in das Oviductlumen wurde nicht direct beobachtet. Der die betreffenden Epithelien charakterisirende Wimpersaum überzieht auch gewisse, am freien Zellrand befindliche Protuberanzen, die sich im Sinne von amöboiden Bewegungen der Zellen deuten lassen.

Weiter distalwärts, das heisst im Anfangsgebiet des eigentlichen Fruchtsacks, ändert sich der Epithelcharakter ganz allmählich: der Flimmersaum verliert sich, das zuvor helle Zellprotoplasma wird trüber, und an Stelle der Leukocyten, die übrigens im ganzen Uterusbereich nie ganz schwinden, treten jetzt zahllose rothe Blutkörper. Diese stammen aus den strotzend mit Blut gefüllten Gefässen des Fruchtsacks, wandern aus denselben aus und kommen in das wie zernagt aussehende adenoide Bindegewebe des submucösen Raumes zu liegen. Nicht minder zerrissen ist das Innere der Schleimhautfalten des Uterus, und auch hier werden alle Spaltlücken von den anrückenden rothen Blutzellen erfüllt. Zu ganzen Klumpen geballt, bauchen dieselben die Schleimhaut an den verschiedensten Stellen vor, womit eine Zertrümmerung der überliegenden Epithelien verbunden ist. Dieselben werden gesprengt, zerfallen krümelig, und dadurch ist den Blutzellen der Weg in das Fruchtsacklumen gebahnt. Noch innerhalb der Schleimhaut ist es übrigens bereits zum theilweisen Zerfall der rothen Blutzellen gekommen; ihr Kern ist an vielen Stellen frei geworden, und der Zellrest zeigt sich geschrumpft. Nach dem Austritt dieser Massen zerfallen dieselben in immer kleinere Theilstücke, und diese mischen sich dem im Fruchtsacke befindlichen, aus den Nahrungseiern hervorgehenden Eibrei bei. Nachdem gegen die Geburt hin der Eibrei verbraucht ist, dienen die in einem serösen Fluidum schwimmenden Zerfallproducte der rothen und weissen Blutkörper als einzige Nahrungsquelle. Dieselbe steigert sich dementsprechend immer mehr, und zugleich kommt es zu einer immer intensiveren Abstossung des Schleimhautepithels, sodass jetzt die Submucosa an zahlreichen Stellen nackt zu Tage liegt.

Von jenem Blut-Eibrei, von welchem sich also der Fötus ernährt, findet man nicht allein den ganzen Vorderdarm, sondern auch zuweilen die Lungen und die Nasenhöhlen prall angefüllt. Es scheint, dass die Assimilation der eingebrachten Nahrung eine nahezu vollständige ist, denn eigentliche Fäkalmassen sind in keinem Entwicklungsstadium im Darmrohr nachzuweisen.

Nach dem Austritt des Embryo findet ein Wiederersatz der abgestossenen Uterusschleimhaut durch Neubildung von Epithelien statt, welche von den intact gebliebenen Schleimhautstellen ihren Ausgang nimmt.

Aus dem Mitgetheilten dürfte ersichtlich sein, dass es sich bei Salamandra atra während der Fortpflanzung um Vorgänge handelt, welche in gewisser Beziehung — selbstverständlich nur nach der morpho-

logischen Seite hin — mit jenen Processen zu vergleichen sind, welche sich bei Säugethieren während der Menstruation und während der Schwangerschaft bei der Deciduabildung abspielen. Hier wie dort handelt es sich, wenn auch auf verschiedenen Wegen, um Erreichung eines und desselben Endzieles, nämlich um Abstossung und Wiedererneuerung der Mucosa uteri.

Ueber Nototrema (Notodelphys), wo die grossen, glockenartigen Kiemensäcke den in der Rückentasche des Mutterthieres liegenden Embryo mantelartig umhüllen und zugleich auch mit der mütterlichen Haut in directe Berührung kommen (vergl. die Respirationsorgane), müssen noch weitere Untersuchungen angestellt werden. Dasselbe gilt für Pipa dorsigera und Rhinoderma Darwini.

Von Wichtigkeit ist auch der sogenannte Fettkörper (vergl. das Capitel über die Geschlechtsorgane), welcher bei Amphibien und wahrscheinlich auch bei Dipnoërn und zahlreichen Reptilien zur Geschlechtsdrüse in wichtiger Beziehung steht. Auch hier spielen Leukocyten eine grosse Rolle und erinnern so an das von Miescher beim Salm und von W. N. Parker bei Protopterus beobachtete Verhalten.

So finden sich also bei Fischen und Amphibien, deren Eier es, abgesehen vom Dottersack, zu keinen weiteren Anhangsgebilden, d. h. zu keiner Serosa (Chorion) und zu keinem Amnion bringen, die allerverschiedensten Einrichtungen, ohne dass man von homologen Verhältnissen sprechen könnte. Bald ist es die blutreiche Schleimhaut des Oviductes oder die Innenfläche der Ovarialwand, bald handelt es sich um subcutane Lymphräume, durch die das Mutterthier Mittel und Wege findet, zu der Brut in ernährende Beziehungen zu treten. Nirgends aber in der ganzen Reihe der Anamnia — und dies ist charakteristisch — existirt eine so innige Verbindung zwischen mütterlichem und fötalem Gefässsystem, wie sie in der Reihe der Amnioten zu Stande kommt. Bei diesen sehen wir, zumal bei den höheren Formen, die Allantois eine immer höhere Bedeutung gewinnen; ihr Gefässnetz bildet hier die sogenannten Cotyledonen und die Placenta (Mutterkuchen).

II. Amnioten.

1) Reptilien und Vögel.

Bei dem viviparen Seps chalcides sind die Eier im Gegensatz zu denjenigen anderer Reptilien ziemlich arm an Nahrungsdotter. In Folge dessen kommt es zu ausserordentlich nahen Beziehungen zwischen Mutter und Frucht, welche in gewissem Sinne an diejenigen der Säugethiere erinnern. Es bildet sich nämlich an dem einen Eipol eine Allantois-, an dem anderen eine Dotterplacenta. Die Allantoisplacenta übertrifft die Dotterplacenta an Ausdehnung und physiologischer Bedeutung weit, und in Folge dessen sind ihre zahlreichen Erhabenheiten in Gestalt von Runzeln und Papillen in die Zwischenräume und Vertiefungen derjenigen zottentragenden Uterusstelle, wo die mütterliche Placenta liegt, enge eingelassen. Die beiderseitigen Epithelflächen kommen zu unmittelbarer Berührung; sowohl der fötale als der mütterliche Theil ist reich an Gefässen.

Die Innenseite der Brutkammer, gegenüber der fötalen Dotterplacenta, zeigt auch einige kleine Zotten, welche in diejenige des Omphalo-Chorion eingreifen. Hier sind die Beziehungen zwischen den beiderseitigen epithelialen Oberflächen weniger verwickelt (E. GIACOMINI).

Auch bei Trachydosaurus und Cyclodus scheinen nutritive Beziehungen zwischen der Schleimhaut des Eileiters und der den Dottersack enge umschliessenden Serosa zu bestehen. Bei Vögeln ist hierüber nichts Sicheres bekannt.

Zweifellos werden erneute Untersuchungen bei Sauropsiden, wie namentlich bei Reptilien[1]), noch viele interessante Thatsachen zu Tage fördern.

2) Säugethiere.

Der Umstand, dass sich auch bei Säugethieren noch ein Dottersack und ein Dotterkreislauf entwickelt, beweist ihre Abstammung von Thieren, die früher, ähnlich wie die Sauropsiden, grosse dotterreiche Eier besessen haben, die also ovipar gewesen sein müssen, wie die heutigen Monotremen. Letztere produciren heute noch grosse dotterreiche Eier, und auch das Ei der Marsupialier besitzt eine stattliche Grösse. Auf primitive Verhältnisse weisen auch die Eihäute, wie z. B. das Amnion, zurück.

Erst ganz allmählich, nachdem die Säugethiereier ihren Dottergehalt einbüssten, erwuchs ihnen durch den langen intrauterinen Aufenthalt eine ungleich ergiebigere, unbeschränkte Nahrungsquelle seitens der Mutter, sodass es jenes Dottermateriales nicht mehr bedurfte. Es kam zu immer innigeren Beziehungen zwischen mütterlichem und fötalem Gefässsystem; allein wie ausserordentlich langsam sich dieser Process vollzog, beweist die Thatsache, dass heute noch zwei niedere Säugethierordnungen existiren, welche es noch nicht zu der eben genannten Verbindung gebracht haben; es sind dies die unter dem Namen der **Mammalia aplacentalia** (richtiger **M. achoria**) bekannten Monotremen und Marsupialier. Ihnen werden, wie öfters schon bemerkt, die übrigen Säuger als **Mammalia choriata** resp. **placentalia** gegenübergestellt. Es wird sich also zunächst um Beantwortung der Frage handeln, wie sich bei der erstgenannten Gruppe die physiologische Verbindung zwischen Mutter und Frucht gestaltet.

Beim **Monotremen-Ei**, das den übrigen Säugethiereiern gegenüber geradezu als monströs bezeichnet werden darf, findet eine Ernährung durch die Schalenhaut hindurch von Seiten der Uteruswand statt. So wächst es rasch bis zu einem Längsdurchmesser von 15 und einem Querdurchmesser von 13 Millimetern heran, wird abgelegt und dann in den Brutbeutel gebracht, wo das Junge auskriecht (vergl. das Capitel über die Haut).

Bei **Didelphys** und **Phascolarctos cinereus** finden sich zu einer Zeit, wo die Allantois noch ganz klein ist, einfache, von den Vasa vitellina eingenommene, hohle Zotten an der Stelle der Serosa[2]), wo sie mit dem Dottersack verwachsen ist[3]).

[1]) Bezüglich der Dotterplacenta der Chelonier, an welcher die Allantoisgefässe betheiligt sind, verweise ich auf die in der entwicklungsgeschichtlichen Einleitung erwähnte Arbeit von MITSUKURI. Ich verweise auch auf den Aufsatz von M. DUVAL im Journ. de l'Anat. et de la Physiol., XX., 1884.

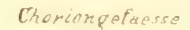
[2]) Im Uebrigen ist die Serosa glatt, zeigt also noch ein sehr primitives Verhalten.

[3]) Bei anderen Marsupialiern existiren keine Zottenbildungen. In diesem Falle

So sehen wir also bis zu den Säugethieren hinauf physiologische Beziehungen zwischen Dottergefässen und der Mucosa uteri fortbestehen[1]).

Sehr beachtenswerth ist der Umstand, dass die Eier aller Mammalia in sehr frühen Entwicklungsstadien, d. h. noch vor der Differenzirung des Dotter- oder Nabelbläschens, durch Uterinlymphe ernährt werden, welche die Mucosa uteri massenhaft durchwandert. Später tritt dann der reich vascularisirte Dottersack in Function, und nachdem dieser seine Rolle ausgespielt hat, wachsen die Allantoisgefässe in die mit Zotten besetzte Serosa und von hier aus in die Uteruswand hinein, wo sie von dem mütterlichen Blut umspült werden.

Damit ist die letzte und höchste Etappe in der stufenweisen Entwicklung der physiologischen Beziehungen zwischen Mutter und Frucht erreicht.



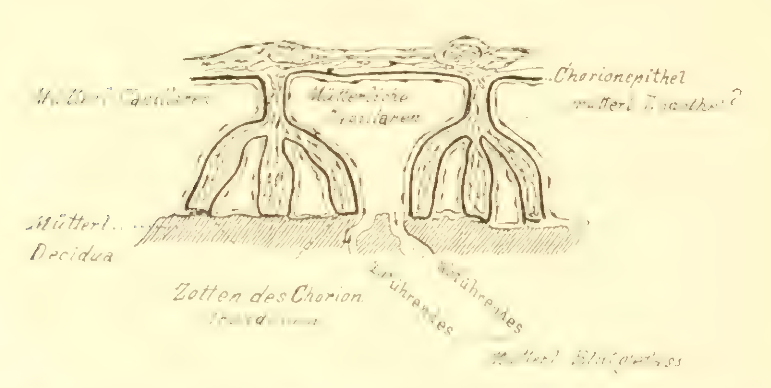


Fig. 344. Darstellung der embryonalen und mütterlichen Blutbahnen in der menschlichen Placenta. Nach Keibel.

Eingeleitet werden diese Verhältnisse durch die sogenannte **Placenta diffusa**, wie sie sich beim Schwein, den Tylopoden, dem Tapir, den Einhufern und Cetaceen, dem Hippopotamus, den Tragulina, Sirenia und einigen frugivoren Edentaten findet.

Bei allen diesen handelt es sich um gleichmässig über die seröse Hülle vertheilte, vascularisirte Chorionzotten

legt sich der Dottersack mit seinen Gefässen der an der betreffenden Stelle fettig degenerirenden Uterusschleimhaut, welche die Ernährung vermittelt, direct an.

[1]) Auch bei den Nagern, welche viele Uebereinstimmungen mit den Beutlern zeigen, bleibt der Dottersack während der ganzen Schwangerschaft verhältnissmässig gross und die Allantois klein. Man kann in beiden Gruppen den gleichen Verlauf der Entwicklung constatiren (Fleischmann).

Bei Raubthieren und noch typischer, ganz an das Verhalten der Sauropsiden erinnernd, findet sich in gewissen Entwicklungsstadien bei Hufthieren noch eine Dottersackplacenta (Bonnet, Strahl). Auch die Nager sind in dieser Beziehung bemerkenswerth (Fleischmann), siehe die Anmerk. No. 1. Bei den Manidae wird der Dottersack zwar zurückgebildet, bleibt aber als solcher bestehen und ist als Rest einer Dottersackplacenta, die nicht mehr functionirt, aufzufassen (M. Weber).

von verhältnissmässig einfacher Form, sodass hierfür eigentlich der Name Placenta noch nicht passt.

Die nächst höhere Entwicklungsstufe charakterisirt sich dadurch, dass sich die Chorionzotten reicher verästeln, an Oberfläche gewinnen und an bestimmten Stellen zu sogenannten **Cotyledonen**[1]), d. h. zu mehr oder weniger zahlreichen, einzelnen, kleinen Placenten zusammenrücken. Auch die Uterusmucosa zeigt sich an den betreffenden Stellen blutreich und gewuchert, sodass man von jetzt an eine **Placenta foetalis** und **uterina** unterscheiden kann.

Eine Placenta cotyledonica besitzen die meisten Wiederkäuer, und einige davon, wie Cervus mexicanus und die Giraffe, erheischen dadurch noch ein weiteres Interesse, dass sie ein Uebergangsglied bilden, insofern ihre Placenta theilweise noch diffus, theilweise schon eine cotyledonica ist.

Bei allen Säugethieren mit Placenta diffusa und cotyledonica ziehen sich die chorialen Zotten, wenn sie auch noch so reich verästelt sind, bei der Geburt aus der Uterusschleimhaut heraus; es werden also keine Theile der Gebärmutter mit abgeworfen, d. h. es bildet sich keine sogenannte Membrana decidua. Aus diesem Grunde bezeichnet man die betreffenden Säugethiere als **Mammalia non deciduata.**

Eine weitere Stufe in der Entwicklung wird durch jene Form dargestellt, welche man als **Scheiben-** und **Gürtelplacenta** bezeichnet. Auch hier kann man wieder eine Placenta foetalis und uterina unterscheiden; allein ihre Verbindung ist eine viel innigere als bei der früher betrachteten Form. In beiden Fällen, die eine secundäre Erwerbung darstellen, beschränkt sich der placentale Theil des Chorions auf einen verhältnissmässig kleinen Theil der Uteruswand. Es handelt sich dabei um jene Stelle, wo es zur Anlage eines Chorion frondosum kommt. Die Zotten desselben treten durch überaus feine Verästelung in so innige Beziehungen zum Uterus und durchwachsen dessen Mucosa, bis schliesslich das Loslassen von letzterem zur Unmöglichkeit wird. Deshalb muss also bei der Geburt ein grösserer oder geringerer Theil der Gebärmutterschleimhaut, d. h. die sogenannte Membrana decidua, ausgestossen werden. Aus diesem Grunde bezeichnet man die betreffenden Thiere als **Mammalia deciduata.** Eine Scheibenplacenta kommt den Insectivoren, Nagern, Chiropteren, Lemuren und den Primaten zu (**Mammalia discoplacentalia**), eine Gürtelplacenta, welche nur die beiden Eipole mehr oder weniger freilässt, den Carnivoren, Pinnipediern und Elefanten (**Mammalia zonoplacentalia**).

Aus allem diesem erhellt, dass die Placenta für die Classification der Thiere nur mit sehr grosser Vorsicht zu verwerthen ist, da durch dieselbe die heterogensten Typen (ich erinnere nur an die Placenta diffusa) zusammengruppirt werden.

Was das feinere histologische Verhalten der Placenta anbelangt, so kann hierauf nicht weiter eingegangen werden; nur Eines möchte ich noch betonen, nämlich den Umstand, dass die Zotten meist nicht frei ins mütterliche Blut hineinragen, sondern dass sie bei ihrer Vorwucherung die Wände der sinuös

---

[1]) Ihre Zahl schwankt bedeutend, so finden sich beim Schaf und der Kuh 60 bis 100, beim Reh nur 5—6.

erweiterten mütterlichen Capillaren einstülpen und sozusagen vor sich herschieben. Sie erhalten also auf diese Weise einen aus mütterlichem Gewebe gelieferten Endothelbelag[1]).

Lymphgefässsystem.

Bei den **Anamnia**, zumal bei **Fischen**[2]), doch auch noch bei **Amphibien** und **Reptilien**, sind die Lymphbahnen vielfach noch nicht deutlich differenzirt, sondern z. gr. Th. an die grossen Blutbahnen resp. an den Bulbus arteriosus und den Herzventrikel geknüpft, d. h. sie bilden im letzteren Falle, im adventitiellen Gewebe liegend, Scheiden um dieselben. Ausserdem aber finden sich gleichwohl schon zahlreiche, selbständige Lymphgefässe, welche von einem Capillarnetz unter der Haut entspringen und sich in den Ligamenta intermuscularia verbreiten.

Was die sogenannten **Lymphherzen** der Fische[3]) anbelangt, so bedürfen sie noch genauerer Untersuchungen. Vortrefflich studiert sind sie bei Amphibien und Sauropsiden. Bei Amphibien liegen sie entweder nur am hinteren Leibesende, zwischen Becken und Steissbein, oder auch noch, wie z. B. bei Fröschen, zwischen den Querfortsätzen des dritten und vierten Wirbels. Bei Urodelen finden sich zahlreiche Lymphherzen längs der Linea lateralis unter der Haut. Bei Reptilien sind nur hintere Lymphherzen vorhanden. Sie liegen auf der Grenze der Rumpf- und Caudalgegend auf Wirbelquerfortsätzen oder Rippen. Ihre Wand ist, der eingelagerten Muskeln wegen, rhythmischer Contractionen fähig. Bei Säugethieren ist nichts Derartiges nachzuweisen.

Ausnehmend grosse lacunäre Lymphräume finden sich unter der Haut der ungeschwänzten Amphibien, die dadurch leicht verschiebbar und vom Körper abhebbar erscheint. Diese subcutanen Lymphsäcke stehen mit den Rumpflymphsäcken des Cavum peritoneale in offener Verbindung.

[1]) Nach E. Selenka geht das Ei der Affen wie das des Menschen schon in der ersten Entwicklungswoche eine feste und dauernde Verbindung dadurch mit dem Uterus ein, dass die Chorionzotten in die Lichtungen der Uterindrüsen hineinwachsen.

[2]) Das Lymphgefässsystem der Fische bedarf erneuerter Untersuchungen, wie aus der trefflichen Arbeit Paul Mayer's zur Genüge hervorgeht. Nach diesem Autor, welcher sich hierin Robin und T. J. Parker anschliesst, fehlen in der Haut des Selachierkörpers constante Lymphbahnen durchaus. Stets handelt es sich hier entweder um eine Vene, eine Arterie oder eine Capillare, welche alle, je nach Umständen, reines Blut (rothe und weisse Körperchen mit wenig Chylus) oder Chylus oder ein Gemisch von beiden führen können. Interessant sind dabei gewisse Einrichtungen in Form von sphincterartig um die Gefässe angeordneten glatten Muskeln, welche die allgemeine Circulation vorübergehend abzuschliessen im Stande sind. Die Gefässe an den Eingeweiden, speciell am Tractus intestinalis, verhalten sich ähnlich und speichern zu Zeiten den Chylus auf, während sie zu anderen Verdauungsperioden Blut führen. Gesonderte Chylusgefässe sind bisher noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden. Wahrscheinlich verhalten sich die Dipnoër ebenso.

[3]) Nach G. Retzius liegt ein paarig angeordnetes „Caudalherz" an der Schwanzspitze von Myxine glutinosa. Es pulsirt lebhaft, steht also unter Muskeleinfluss, und entleert seinen Inhalt in die Vena caudalis, steht somit mit dem Gefässsystem in offener Verbindung; allein ein Klappenapparat verhindert den Uebertritt des Venenblutes in das Caudalherz. Es handelt sich dabei um kein Lymphherz, sondern um ein, eine blutähnliche Flüssigkeit führendes Organ, welches dazu bestimmt scheint, die die subcutanen Höhlen dieses Thieres erfüllende blutähnliche Flüssigkeit in das eigentliche Blutgefässsystem zurückzuführen.

Unter den Rumpflymphsäcken spielt bei Fischen, Dipnoërn und Amphibien der subvertebrale Lymphraum eine grosse Rolle. Er umhüllt die Aorta resp. die Urogenitalorgane (Dipnoër) und steht mit dem im Gekröse liegenden (mesenterialen) Lymphraum, in welchen die Lymphgefässe des Darmes münden, in Verbindung. Bei Fischen und Dipnoërn liegt auch innerhalb des Wirbelrohres noch ein grosser lymphoider Längsstamm.

Je höher man nun in der Thierreihe emporsteigt, desto häufiger begegnet man Lymphbahnen mit selbständiger Wandung, und so unterscheidet man von den Vögeln an einen praevertebral gelagerten, grossen Längsstamm, den **Ductus thoracicus**. Dieser beginnt bei den Säugethieren in der Lendengegend häufig mit einer sinuösen Erweiterung (Cisterna chyli) und nimmt die Lymphe der hinteren Extremitäten, des Beckens, des Urogenitalsystemes und die Chylusgefässe des Darmes auf. Nach vorne ergiesst er sich in die linke Vena brachio-cephalica und bei Sauropsiden auch in die rechte. In dieselbe Vene mündet von vorne her der Lymphstrom des Kopfes, des Halses und der vorderen Extremitäten.

Die Lymphgefässe der Vögel und Säuger sind, wie das venöse System, mit Klappen ausgerüstet, die ihrer Anordnung gemäss eine bestimmte Richtung des Lymphstromes garantiren und andererseits eine Rückstauung desselben verhüten.

Wie das Blut, so besteht auch die Lymphe aus zwei Bestandtheilen, nämlich aus **Flüssigkeit (Plasma)** und **zelligen Elementen**[1]) (**Lymphkörperchen, Leukocyten**), welch letztere uns im Capitel über das Blut und den Tractus intestinalis schon einmal begegnet sind. Die, amöboider Bewegungen fähigen Leukocyten zeigen überall da, wo sich eine adenoide Substanz unter einer Schleimhaut befindet, die Neigung, durch die Schleimhaut hindurchzutreten. Dies gilt nicht nur für die Darm- und Bronchialschleimhaut, sondern auch für die Conjunctiva des Auges, die Schleimhaut des Urogenitalapparates etc. Eine Lieblingsstelle für den Austritt von Leukocyten sind die Mundschleimhaut und jene Organe der Mundhöhle, die man als **Tonsillen**[2]) bezeichnet.

Die Bedeutung der Durchwanderung der Leukocyten liegt nach Ph. Stöhr in der Entfernung des der Rückbildung anheimfallenden Körpermaterials, bei welcher Thätigkeit die Leukocyten selbst zu Grunde gehen. Möglicher Weise haben die ursprünglich nur der Abfuhr dienenden Processe noch die andere Bedeutung, das betreffende Material anderen Körperstellen und Organen zu anderweitiger Verwendung zuzuführen. Sicheres ist hierüber noch nicht bekannt.

Die Tonsillen kommen in vollster Ausbildung den Säugern zu und bestehen aus einem paarigen, jederseits am Isthmus faucium, d. h. am Uebergang der Mund- in die eigentliche Rachenhöhle sowie

---

[1]) Das lymphoide Gewebe der Urniere (bei Fischen), die Milz (bei Fischen, Urodelen, Vögeln und Säugern) und das Knochenmark (bei Anuren, Reptilien und Säugern) erzeugen ausser weissen Blutkörperchen auch rothe.

[2]) Hier gerathen sie nach Zawarykin zuvor in buchtige, blasige Hohlräume, welche Sammelplätze der Leukocyten darstellen und welche sich durch einen engeren oder weiteren Hals von verschiedener Länge nach der freien Tonsillenfläche hin öffnen. Das die Oberfläche der Tonsille überziehende Epithel hat je nach der Art und Weise der Leukocytenvertheilung ein sehr verschiedenes Aussehen; es kann bei massenhafter Ansammlung sehr rareficirt, d. h. zerstört werden, und diese ausgenagten Stellen werden dann von jenen leukocytenerfüllten blasigen Gebilden eingenommen.

in der letzteren selbst („Pharynxtonsille“) liegenden Organ, an dem man eine bindegewebige (adenoide) Grundsubstanz mit Infiltrationen von Lymphkörperchen, welche sich zu sogenannten Follikeln ordnen, unterscheiden kann.

Die menschliche Tonsille entsteht aus einer, zwischen dem zweiten und dritten Schlundbogen gelegenen Vertiefung, die von einer Fortsetzung der Mundschleimhaut ausgekleidet ist. Vom Mucosa-Epithel aus wachsen verästelte, anfangs hohle, später solide Sprossen in die Tiefe, und die Bildung dauert auch noch während des ersten Lebensjahres fort. Im Verlauf dieser Zeit werden diese Sprossen allmählich hohl, und gleichzeitig verhornen die an den Schlauchenden liegenden axialen Epithelzellen, ballen sich zu Kugeln und werden, wenn der obere Theil der Sprossen vom Hauptlumen aus hohl wird, ausgestossen. Das System der verzweigten Spalten ist damit fertig. — Weiterhin wandern dann in das submucöse Gewebe Leukocyten aus den Blutgefässen ein und verwandeln das junge fibrilläre Bindegewebe in adenoides Gewebe. Dieser Process steigert sich immer mehr, und die Vermehrung der Leukocytenmasse, welche allmählich eine unregelmässige Vertheilung zeigt, nimmt zu. Im ersten Lebensjahre kommt es in diesen dichten Anhäufungen zur Sonderung wahrer Secundärknötchen (Ph. Stöhr).

Die Rachentonsille erfährt unter Entwicklung ihrer Follikel im postembryonalen Leben eine auffallende Steigerung. Anfangs (6. Monat beim Menschen) liegt sie nur hinten am Rachendach, dann aber greift sie auf die seitliche und hintere Rachenwand über und kommt aus der Basisphenoidal- allmählich in die Basioccipital-Region zu liegen. Am dicksten wird das lymphatische und sehr blutreiche Gewebe stets im Bereich der sogenannten Bursa pharyngea, und das Oberflächenrelief ist nach Buchten, Falten und Absackungen ein ausserordentlich verschiedenes. In histologischer Beziehung zeigt die Rachentonsille anderen lymphatischen Organen gegenüber keine Besonderheiten; erwähnenswerth ist der Reichthum an Schleimdrüsen.

Die Rachentonsille besitzt eine ziemlich grosse Verbreitung in der Wirbelthierreihe, wenn sie auch bei den Säugethieren nicht so constant vorkommt wie die Gaumentonsille.

Sie findet sich aber, im Gegensatz zu letzterer, schon bei Vögeln und Reptilien in guter Ausbildung und ist, wenn wir auch noch die Lymphfollikel der Zunge mit zum Vergleich herbeiziehen, von allen drei Anhäufungen lymphatischen Gewebes im Schlundgebiet offenbar die älteste (Killian).

Nach Holl finden sich nicht nur bei Reptilien (Lacerta), sondern auch schon bei Urodelen und Anuren tonsillenartige Bildungen theils am Dach, theils am Boden der Mundhöhle. A. Oppel hat dieselben auch beim Proteus nachgewiesen.

Eine sehr ausgedehnte Rolle spielt das lymphoide Gewebe in der Leibeshöhle der Fische und Amphibien. Es findet sich hier, ganz abgesehen vom Darmcanal, in starker Anhäufung in der Umgebung der Urogenitaldrüsen, welch letztere oft ganz darin eingepackt liegen (Dipnoër). Dahin gehören auch der sog. „Fettkörper“ der Amphibien[1]) und Reptilien, sowie die lymphoiden Gewebsmassen am

[1]) Ueber die Beziehung derselben zur Geschlechtsdrüse vgl. das Capitel über den Urogenitalapparat.

Störherzen. Endlich ist vielleicht auch die sog. „Winterschlafdrüse“ gewisser Nager hierherzurechnen.

Eine innigere Vereinigung solcher Follikel führt dann zu jenen Bildungen, die man als **Lymphdrüsen** bezeichnet. Sie liegen stets in den Lauf eines Lymphgefässes eingeschaltet, so, dass man ein Vas afferens und efferens unterscheiden kann; wahrscheinlich treten sie erst bei Vögeln auf und finden sich namentlich bei Säugethieren, wo sie an den verschiedensten Körperstellen vorkommen, massenhaft und in den verschiedensten Grösseverhältnissen.

In allernächster Verwandschaft zu den Lymphdrüsen steht die **Milz**, die bei den Wirbelthieren eine allgemeine Verbreitung besitzt und die in ihrem ersten Auftreten als eine, mehreren Darmtheilen gemeinsame Einrichtung zu bezeichnen ist. Wie die Untersuchungen W. N. Parker's über die Dipnoër beweisen, differenzirt sich dieses Organ bei Protopterus zuerst in der Höhe des Magens und des distal an letzteren angrenzenden Abschnittes vom Darmcanal aus einem ursprünglich dem ganzen Tractus intestinalis folgenden Lymphoidorgan. Letzteres bleibt distalwärts von der genannten Stelle sozusagen auf indifferenter Stufe stehen, während es proximalwärts eine gewisse Abgrenzung erfährt, ohne jedoch die Darmwand an irgend einer Stelle zu überschreiten. Es verhält sich also hierin ganz ähnlich, wie ich dies früher schon vom Pankreas geschildert habe. Bei allen übrigen Vertebraten dagegen liegt die Milz ausserhalb der Darmwand, sondert sich also davon als besonderes Organ, welches die verschiedensten Lagebeziehungen zum Tractus intestinalis aufweisen kann.

Von H. Klaatsch hat die Milz der Amphibien, Reptilien und Säuger in neuester Zeit eine sehr gute Schilderung erfahren, und ich theile im Folgenden die betreffenden Resultate mit.

Bei Siren lacertina begleitet das Organ fast den ganzen Darmcanal und weist so noch sehr primitive Verhältnisse auf. Bei Cyclostomen scheinen ähnliche Verhältnisse zu bestehen. — Von Siren führt eine Entwicklungsreihe durch die Perennibranchiaten zu den Salamandrinen: die Milz erfährt eine Reduction an ihrem distalen Ende; nur der proximale Theil, der am Vorderdarm, d. h. in der Höhe des Magens auf der linken Körperhälfte, liegt, bleibt erhalten, wobei wiederum Schwankungen innerhalb gewisser Grenzen vorkommen. (Aehnliche Lagebeziehungen hat die Milz auch bei vielen Fischen, Sauriern, Vögeln und Säugethieren.) Die Milz verliert auf dieser Bahn ihre Beziehungen zum Stamm der Vena portae und zu den Art. mesentericae. Ihre Vene hat sie mit dem Vorderdarm gemeinsam, und ebenso ihre Arterie in Form der aus der Coeliaca stammenden Arteria lienalis.

Eine andere Reihe führt von dem Sirenzustande direct zu den Anuren. Hier ist es der proximale Theil der Milz, welcher der Reduction anheimfällt. Es bleibt nur das distale Ende des Organs erhalten, welches in der Nähe des Enddarmes gelegen, seine nahe Beziehung zum Stamm der Vena portae beibehält und seine Arterien aus demjenigen Gebiet bezieht, welches die Homologa der distalen Arteriae mesentericae von Siren umfasst. Die von dem proximalen und distalen Milzende ausgehende Plica gastrolienalis und rectolienalis deuten die Bahn an, auf welcher die Rückbildung der Milz erfolgte. Vielfach finden sich hier theilweise abgeschnürte Stücke von Milz-

substanz. Eine Mittelstellung zwischen Anuren und Salamandrinen nimmt Cryptobranchus insofern ein, als hier die Milz in der Hauptsache am Vorderdarm liegt, an ihrem distalen Rande aber noch nicht so weit reducirt ist, wie bei Salamandrinen.

Auch bei Hatteria, wo die platte, langgestreckte Milz ungefähr in der Mitte zwischen Magen und Enddarm liegt, ziehen von ihr die oben erwähnten und in ihrer Bedeutung bereits gewürdigten Falten kopf- und caudalwärts. Durch dieselben wird das dorsale Mesenterium geschieden in einen dorsalen, sagittalen Theil, welcher allen drei Darmtheilen gemeinsam ist, und einen dazu rechtwinkelig abgeknickten ventralen Theil, welcher der Hauptsache nach dem Mitteldarm angehört. Auch bei den Reptilien muss die Milz einst bis in die unmittelbare Nähe des Vorder- und Enddarmes gereicht haben, sodass also auch hier von dem für Siren lacertina charakteristischen Zustand auszugehen ist; ja es hat sich dieser alte Zustand bei Hatteria viel reiner erhalten als bei der grossen Mehrzahl der Amphibien, eine Thatsache, welche bekanntlich auch in anderen Organsystemen von Hatteria eine Parallele findet.

Bei den Sauriern hat offenbar eine Verwischung der ursprünglichen Verhältnisse stattgefunden. Dies prägt sich aus in den nur noch schwach entwickelten Milzfalten und in der ungleich stärkeren Reduction der Milz selbst. Das Organ liegt hier als ein kleines, zahlreichen Formschwankungen unterliegendes, ovales Knötchen in der Nähe des Magens. Bei Ascalaboten ist die Reduction der Milz und der Milzfalten weniger weit fortgeschritten, als bei Lacertiliern.

Bei Schildkröten findet sich, ganz ähnlich wie bei Anuren, eine typische Enddarmmilz, und Alles, was über die Anurenmilz gegenüber der Urodelenmilz hervorgehoben wurde, findet auf sie Anwendung, in Vergleichung mit den bisher behandelten Reptilien. Bezüglich der genaueren Lageverhältnisse, wie namentlich auch hinsichtlich der topographischen Verhältnisse der Milz zu der Bursa hepatoenterica verweise ich auf die Arbeit von H. Klaatsch.

Bei Crocodilen ist die Lage der Milz eigenthümlich; sie liegt im dorsalen Mesenterium eingeschlossen, wie bei vielen Schildkröten. Weitere Untersuchungen hierüber sind nothwendig; doch scheint jetzt schon der eine Punkt sicher festgestellt zu sein, dass nämlich die Reduction des Organes hier noch nicht so weit fortgeschritten ist, wie bei Sauriern.

Was die Milz der Säugethiere betrifft, so ist dieselbe an jene primitiven Verhältnisse, wie wir sie bei gewissen Amphibien (Siren) getroffen haben (Beziehungen zu mehreren Darmtheilen), anzuschliessen, und zwar unter Annahme einer ganz anderen Fortentwicklung, als bei Amphibien und Reptilien. Während dort partielle Rückbildungen der Milz angetroffen werden, hat sich die Milz bei den Promammalien mit der Schlingenbildung des Darmes, entsprechend dem Verlauf der Vormitteldarmschlinge, gegen das Duodenum zu ausgedehnt. Indem sie ihre anderen Beziehungen beibehielt, empfing sie in engem Anschluss an die veränderten Mesenterialverhältnisse die eigenthümliche Gestaltung, welche sie noch jetzt bei Echidna besitzt. Hier besteht sie aus drei wohlentwickelten, schlanken Lappen, einem Lobus anterior, posterior und medius, welche von einem zwischen Magen und Enddarm liegenden Punkt ausstrahlen. Der Lobus posterior, welcher entlang dem End-

darm gegen das Becken zieht, entspricht dem distalen Theil der Milz von Siren lacertina und erhält sich bei Anuren und Cheloniern allein. Der Lobus anterior stellt den proximalen Theil der Sirenmilz dar, und der Lobus medius repräsentirt den Amphibien gegenüber ein Novum, von dem sich nur bei einigen (Cryptobranchus z. B.) Andeutungen finden. — Auch die Milz der Marsupialier lässt sich auf diejenige von Echidna zurückführen; sie erscheint aber schon concentrirter, d. h. die Lappen haben eine Reduction erfahren; gleichwohl aber erstreckt sich auch hier (bei Phalangista vulpina) der Lobus posterior noch weit am Enddarm herab, und auch das Pankreas ragt bis in diese Gegend hinein (Pars lienalis pancreatis). Bei den Placentalia macht die Reduction der Milzlappen unter den verschiedensten Modificationen immer weitere Fortschritte, doch lässt sich die Lappung in mehr oder weniger deutlichen Spuren bis in die Reihe der Primaten hinein verfolgen. Hier erlischt allmählich der Lobus posterior nahezu vollständig, während der Lobus anterior und medius persistiren. Diesen beiden Lappen entspricht auch die menschliche Milz, dem Lobus posterior der Vorsprung ihres Margo obtusus[1]).

Nach den Untersuchungen von F. Maurer an Amphibienlarven sollen hier die ersten lymphatischen Zellen in den Arterienscheiden des Darmcanales directe Derivate des Darmepithels sein. Von der basalen Seite der durch zahlreiche Mitosen charakterisirten Mucosa würde dann die Einwanderung in die Scheiden der Darmgefässe ausgehen. Nach ihrer Ablösung vom Entoderm liegen die betreffenden Zellen im Bindegewebe, stehen aber in keiner genetischen Beziehung zu mesodermalen Zellen. In einem sehr frühen Kaulquappenstadium konnte von Maurer zum erstenmale die Milz als kugeliges, knopfförmiges, dem Stamm der Arteria mesenterica ansitzendes Gebilde nachgewiesen werden. Sie ist gleichsam ein kleiner Tumor, dessen lymphatische Zellen die Arterienscheiden füllen. Formell stimmen die Zellen ganz mit den oben erwähnten primären Rundzellen überein, und wenn, was Maurer für sehr wahrscheinlich hält, beide genetisch eins sind, so wäre die Milz der Anuren eine entodermale Bildung. — Bei Urodelen (Axolotl, Triton) kommt die Milz früher zur Anlage als bei Anuren; ihr Zellmaterial bezieht sie aus dem Epithel des Magens, noch ehe Drüsen an demselben zur Entwicklung kommen. Bei Axolotllarven von 10 mm ist die Milz noch nicht vascularisirt, sondern liegt als solider Zellhaufen in der Scheide der Magenarterie. Mitosen am Darmepithel der Urodelen vermochte M. übrigens nicht nachzuweisen, dagegen war die Anordnung der betr. Rundzellen im submucösen Gewebe und in den Gefässscheiden ganz dieselbe wie bei Rana.

Diese Befunde Maurer's sind mit grosser Vorsicht aufzunehmen, da sie geradezu Allem widersprechen, was bisher über die Entstehung des Blutes und seiner Formelemente als richtig gegolten hat.

Viel vertrauenerweckender klingt die Mittheilung Ph. Stöhr's, wonach die Elemente der Lymphapparate des Darmes in der Tunica propria

---

[1]) Was die Milz der Fische betrifft, so erscheinen hier genauere Untersuchungen dringend geboten. Ein Zerfall des Organes in mehrere Portionen ist ein häufiger Befund, und zwar können die einzelnen Theile gleich gross sein oder vermag man ein grösseres als Hauptmilz den kleineren Stücken als „Nebenmilzen" gegenüberzustellen.

Ueber die nahen Lagebeziehungen der Milz zum Pankreas vergl. Klaatsch, sowie den betreffenden im Capitel über die Bauchspeicheldrüse figurirenden Abschnitt.

desselben, sowie in den angrenzenden Theilen der Submucosa durch mitotische Theilung der dort befindlichen, rundlichen Zellen (Leukocyten) entstehen.

I. Organe des Harn- und Geschlechtssystems.

Die erste Anlage der Urogenitalorgane sämmtlicher Wirbelthiere erfolgt im Bereich der dorsalen Körperwand[1]), rechts und links von der Aorta. Dabei handelt es sich nicht nur um nahe Lageverhältnisse der Harn- und Geschlechtsorgane zu einander, sondern auch um morphologische und physiologische Beziehungen allerengster Natur. Aus diesem Grunde müssen die Urogenitalorgane bei der Darstellung in einen einheitlichen Rahmen gebracht werden.

Pronephros.

Das erste in diese Gruppe gehörige Organ, welches in die Erscheinung tritt, ist die **Vorniere (Pronephros)** mit dem **Vornierengang.** Die Vorniere, das älteste und ursprünglichste Excretionsorgan der Vertebraten, ist in ihrer heutigen Form in der Regel auf wenige Körpersegmente des vorderen, fast unmittelbar hinter dem Kopf gelegenen Rumpfabschnittes beschränkt und wird deshalb wohl auch als „Kopfniere" bezeichnet. Was ihre ursprüngliche Anlage betrifft, so handelt es sich im Bereich des ventralen Abschnittes der Mesoblastsegmente um segmental angeordnete Ausstülpungen bezw. solide Wucherungen des parietalen Mesoblasts, später jedoch entspringen die betreffenden Gebilde, in Folge von Wachsthumsverschiebungen, aus der unsegmentirten Leibeshöhle. Aus diesem Grunde findet man dann die Cölomöffnungen (Trichter, Nephrostomata) der Vornierencanälchen ventralwärts an die Mündungen der später zu besprechenden, blindsackförmigen Anlagen der Urnierencanälchen angrenzen (Fig. 345). Jedes Canälchen steht in Beziehung zu einem am Darm verlaufenden, die Subintestinalvene mit der Aorta verbindenden segmentalen Quergefäss, welches dort, wo es an der Mündung des Canälchens vorüberzieht, einen Knäuel (Glomus) bildet. Ursprünglich hat offenbar jedes Vornierencanälchen für sich allein direct am Ektoblast gemündet, worauf die durch Boveri bekannt gewordene Niere des Amphioxus mit zwingender Nothwendigkeit hinweist (vergl. das Capitel über die Niere der Fische, wo die betreffenden Verhältnisse eine genaue Berücksichtigung erfahren werden). Wie es zu denken ist, dass dann im Laufe der Phylogenese die einzelnen Mündungen von der Haut abrückten und sich zu einem Längscanal vereinigten, soll später gezeigt werden.

Die Zahl der Vornierentrichter ist meist eine sehr geringe; so finden sich bei Petromyzonten, Selachiern[2]) und Anuren drei,

[1]) Vergl. Fig. 13 und 345.

[2]) Jene drei Ostia der Selachier fliessen später in ein einziges zusammen, und dieses erscheint dann wie das vordere, trichterförmig in die Leibeshöhle sich öffnende Ende des Vornierenganges selbst. Die Entwicklungsgeschichte lehrt aber, wie bereits erörtert wurde, dass es ursprünglich zur Vorniere gehört.

Wie sich bezüglich dieses Punktes die Amphibien verhalten, bei welchen nach Fürbringer und Hoffmann die Ostia sich allmählich abschnüren, schliessen und verschwinden sollen, bedarf der Nachuntersuchung. Dasselbe gilt für die Mammalia.

bei geschwänzten Amphibien in der Regel zwei, und auch bei Amnioten scheinen jederseits nur zwei bis drei Nephrostomen zu existiren. Stets sind dieselben von Wimperepithel ausgekleidet.

Die Entstehung des **Vornierenganges** ist augenblicklich noch Gegenstand der Controverse, doch scheint die Annahme, den Vornierengang in der Form wenigstens, wie er heutzutage bei den Cranioten existirt, für eine Bildung zu erklären, welche später erworben wurde, als die Vorniere selbst, volle Berechtigung zu verdienen (s. später).

Die ektodermale Abkunft des Vornierenganges der Selachier und einiger darauf genauer untersuchter Säugethiere[1]) [soweit hier der hintere Abschnitt derselben in Betracht kommt] kann nach J. W. van Wijhe, Hensen, Flemming, Graf Spee keinem Zweifel mehr unterliegen[2]). Andererseits muss aber zugegeben werden, dass sich bei weitaus der grössten Mehrzahl der Vertebraten, wie bei allen Fischen, mit Ausnahme der Selachier, ferner bei allen Amphibien, Reptilien und Vögeln von jenem, unter Beiziehung des Ektoderms verlaufenden Bildungsmodus in der Ontogenese nichts mehr nachweisen lässt. Ueberall entsteht hier der Gang im parietalen Mesoderm, durch Verschmelzung der peripheren Enden der Vornierendivertikel zu einem gemeinschaftlichen Längscanal oder Sammelrohr, welches dann in caudaler Richtung eine Verlängerung erfährt und endlich in die Cloake durchbricht. Dadurch bahnt sich eine Verbindung zwischen Cölom und Aussenwelt an.

Die Vorniere bildet sich also früher als der Gang, dieser aber entweder als eine unmittelbare und gleichartige Fortsetzung, d. h. als ein Auswachsproduct der ersteren, oder durch directe Entstehung aus dem caudal von der Vorniere liegenden Mesoderm. Man kann sich die Bildungsgeschichte des Vornierenganges der cranioten Wirbelthiere folgendermassen zu Stande gekommen denken. Ursprünglich verlöthete sich jedes (aus dem Mesoblast hervorgehende) Vornierencanälchen mit dem Ektoderm, welches an der betreffenden Stelle eine rinnenartige Einsenkung bezw. eine Oeffnung zeigte. Die ektodermale Einsenkung schloss sich zu einem Canal, welcher, in steter Verbindung mit dem Keimblatt bleibend, caudalwärts sich verlängerte und in welchen die peripheren Enden der Vornierencanälchen ausmündeten. Nun trat eine Periode ein, in welcher die Canälchen sich verlängerten,

---

Bezüglich der Reptilien verweise ich auf meine Untersuchungen über die Crocodilier und Schildkröten.

Was das weitere Schicksal des Ostium abdominale bei Selachiern anbelangt, so rückt dasselbe allmählich nach hinten und zugleich median- und ventralwärts. Schliesslich verschmilzt es mit dem der anderen Seite. Ueber seine Beziehungen zum Müller'schen Gang s. später.

[1]) Nach H. Meyer soll beim Menschen das proximale Stück des Vornierenganges aus dem Mesoderm hervorgehen und anfänglich mit dem Cölomepithel in Verbindung stehen, der distale Abschnitt des Ganges aber soll sich mit dem Ektoderm verbinden.

[2]) Nach den Untersuchungen von J. W. van Wijhe an Selachierembryonen erfolgt die Anlage des Vornierenganges derart, dass die Vorniere schon sehr frühe mit dem Ektoderm verschmilzt und dass in Folge einer Wucherung des Epiblastepithels von dieser Stelle aus der Gang derart nach rückwärts wächst, dass sein jüngstes Ende stets mit der Haut verbunden ist (Andeutung eines bei den Vorfahren der heutigen Wirbelthiere nach aussen, d. h. durch das Integument sich öffnenden Excretionscanales).

das Ektoderm aber nicht mehr erreichten, sondern in proximo-distaler Richtung sich miteinander verbanden und so aus ihrem eigenen mesoblastischen Material allmählich einen Sammelgang bildeten. Dieser wuchs, den ektoblastischen Gang immer mehr verdrängend, weiter distalwärts aus, bis schliesslich der ganze Vornierengang bis zur Cloake hinab aus mesoblastischer Anlage hervorging.

Während man bisher gewohnt war, die Vorniere als einen wenig voluminösen, nur auf wenige Körpersegmente beschränkten Apparat zu betrachten, erreicht derselbe nach den Mittheilungen von Semon bei Gymnophionen [Ichthyophis glutinosus (Epicrium glutinosum)]

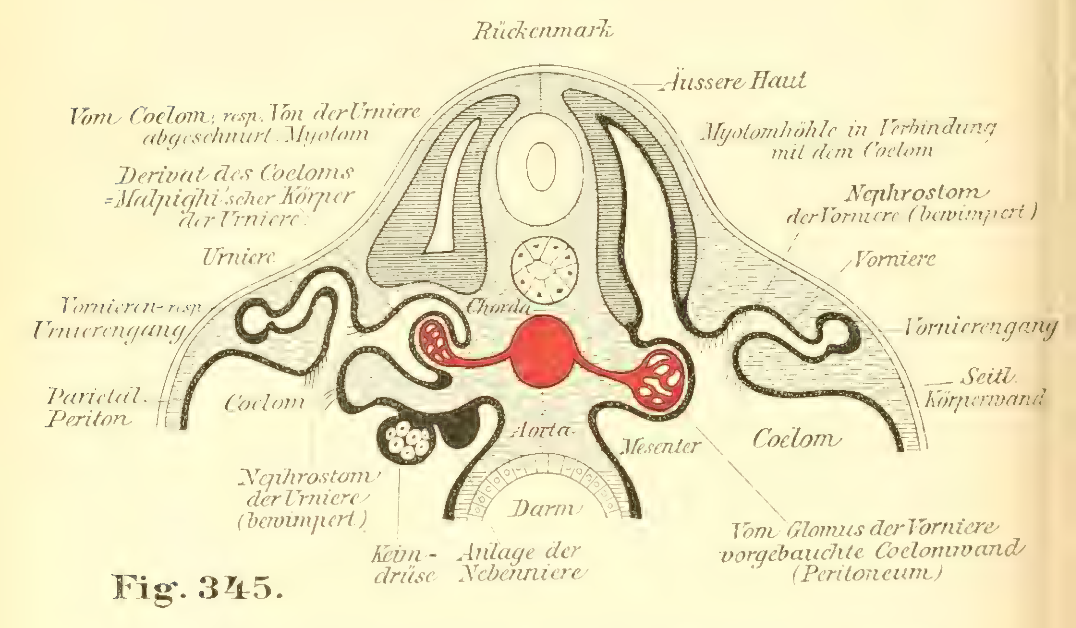


Fig. 345.

Schematische Darstellung des Vornieren- und Urnierensystems der Wirbelthiere. Querschnitt. Rechts ist die Vorniere, links die Urniere dargestellt. Links ist auch die Anlage der Keimdrüse und der Nebenniere zu sehen.

eine so bedeutende Entwicklung, wie dies von keinem anderen Wirbelthier bis jetzt bekannt ist. Auf Grund dessen erblickt Semon in jenem Verhalten der Gymnophionen den ursprünglicheren Zustand und knüpft daran weitere auf die Urgeschichte der Vorniere im allgemeinen sich erstreckende Betrachtungen. Wenn ich mich auch mit den daraus gezogenen Schlüssen nicht durchaus einverstanden zu erklären im Stande bin, so kann ich es mir doch nicht versagen, auf die interessante Semon'sche Arbeit etwas näher einzugehen.

Bei Ichthyophis glutinosus stellt die Vorniere zu einer gewissen Entwicklungsperiode ein weit durch das Cölom sich erstreckendes Organ dar. Dasselbe besteht auf jeder Seite aus einer grösseren Anzahl von Quercanälchen, welche an ihrem einen Ende in den zur Cloake ziehenden Vornierengang einmünden, während ihr anderes Ende sich in zwei Aeste gabelt, von denen jeder einen Trichter trägt. Man unterscheidet jederseits eine Serie von lateralen und medialen Trichtern. Die

„Aussentrichter“ münden in die freie Leibeshöhle, die „Innentrichter“ in je einen rechts und links von der Aorta liegenden und denselben im ganzen Bereich der Vorniere begleitenden, retroperitonealen Hohlraum („Malpighi'scher Körper der Vorniere“, Semon). Letzterer ist also paarig, von Cölomepithel ausgekleidet und ist als ein Divertikel der unsegmentirten Leibeshöhle aufzufassen, von der er sich im Lauf der Ontogenese allmählich abgeschnürt hat. Später stellt jeder Hohlraum für sich einen proximal und dorsal blindgeschlossenen Sack dar[1]).

In ganz jungen Stadien scheint es sich um eine segmentale Anordnung der Quercanäle und Trichter, deren man auf jeder Seite 12 (resp. 13) zählt, zu handeln. Später tritt an den vordersten Innen- und an den hintersten Aussentrichtern eine Rückbildung ein, und das Wachsen der Vorniere hält mit dem übrigen Körper nicht gleichen Schritt, sodass in einem späteren Entwicklungsstadium auf 11 Vornierensegmente nur 7 Körpersegmente kommen. Auch zwischen rechts und links herrschen durchaus nicht immer symmetrische Verhältnisse.

Der Glomus der Vorniere stellt einen Complex von ursprünglich segmental angeordneten Gefässknäueln dar, welche die dorsale Wand des oben erwähnten Leibesdivertikels vorbauchen, und diesen dadurch zu einer, wenn auch nicht vollkommenen, segmentalen Abkammerung bringen. Ich werde auf diesen Punkt später noch einmal zurückkommen.

Sowohl aus den Semon'schen Untersuchungen an Ichthyophis als auch aus meinen eigenen an Crocodiliern und Schildkröten geht also hervor, dass die Vorniere ursprünglich weiter caudalwärts gereicht hat, als dies heute der Fall ist. In Anbetracht dieser Thatsache könnte man, worauf auch Rückert mit Recht hinweist, den heutigen Vornierengang als den übriggebliebenen Längscanal, als das Sammelrohr eines Vornierenabschnittes, betrachten, dessen Quercanäle und Glomeruli zu Grunde gegangen sind.

Während nun die Vorniere selbst als Harndrüse bei sämmtlichen Cranioten nur eine transitorische Bedeutung hat, persistirt ihr Gang bei allen Vertebraten, geht aber zugleich hochwichtige Umbildungen ein. Diese sind eng geknüpft an das Auftreten eines zweiten, seinem grössten Umfang nach weiter caudalwärts gelegenen, ungleich umfangreicheren Excretionssystems, das man als **Urniere (Mesonephros)** bezeichnet und das, ontogenetisch später auftretend, die allmählich schwindende Vorniere zu ersetzen berufen ist. Der Vornierengang wird zum **Urnierengang.**

[1]) Eine so vollkommene Abschnürung von der übrigen Leibeshöhle („Vornierenkammer“ findet sich, wie es scheint, nur noch bei Teleostiern; bei Petromyzonten, Lepidosteus, Amphibien, Crocodilen und Schildkröten ist sie unvollkommen. Was die beiden eben genannten Reptiliengruppen anbelangt, so habe ich die betreffenden Verhältnisse im Jahr 1890 zuerst geschildert, und ich will hier nur betonen, dass die „Innentrichter“ der Gymnophionen denjenigen II., die Aussentrichter aber denjenigen I. Ordnung in dem von mir angewandten Sinne entsprechen.

Der Glomus stellt bei Crocodilen und Schildkröten ein reich gelapptes, im Ganzen aber einheitliches Organ dar, welches sich über mehr als vier Körpersegmente hinweg erstreckt, und welches erst einem vollständigen Schwund entgegengeht, wenn der Müller'sche Gang in die Cloake durchgebrochen ist. Dies ist aber erst bei 70—80 mm langen Thieren der Fall. Es ist mehr als wahrscheinlich, dass der einheitliche Glomus phylogenetisch aus einem segmentalen Gebilde hervorgegangen ist

Mesonephros.

Was die morphologische Stellung der Urniere anbelangt, so herrschen hierüber zwei verschiedene Auffassungen.

Nach der einen, welche namentlich durch W. Müller, Renson, Semon und Field vertreten wird, fallen Urniere und Vorniere unter einen und denselben morphologischen Gesichtspunkt, d. h. die Urniere stellt sozusagen nur eine „zweite, spätere Generation“ der Vorniere dar. Die zweite Auffassung, welche durch Sedgwick, J. W. van Wijhe, Rückert, Boveri und durch mich selbst vertreten wird, lautet folgendermassen: Die Urniere entsteht ganz selbständig, und zwar aus einem weiter dorsal gelegenen Abschnitte der Somiten. Sie zeigt ursprünglich eine streng metamere und erst durch secundäre Wachsthumsvorgänge eventuell dysmetamer werdende Anlage. Jener metamere Charakter beruht darauf, dass die Urnierenröhrchen den primitiven Communicationscanälen der unsegmentirten Leibeshöhle mit den Somitenhöhlen entsprechen. Es handelt sich also dabei um die Gononephrotome der Cranioten bezw. um die „Genitalkammern“ des Amphioxus (Boveri).

Wenn sich das Scleromyotom vom Cölom abschnürt, so wird jene Verbindungsröhre in ein Blindsäckchen umgewandelt, welches nach wie vor von der Leibeshöhle ausgeht und eine Ausstülpung derselben vortäuscht (Sedgwick, van Wijhe) (Fig. 345 und 351 C). Eine selbständige Wucherung des Peritonealepithels ist also bei der Anlage der Urniere gänzlich auszuschliessen.

Die bezüglich des Aufbaus ihrer Wandung auf die Somato- und Splanchnopleura zurückzuführenden Blindsäckchen schnüren sich stets in proximo-distaler Richtung vom Scleromyotom ab und brechen in derselben Reihenfolge in den Vornierengang durch.

Auch in jenen Körpersegmenten, in welchen sich die Vorniere befindet, werden jene Urnierencanälchen getroffen. Daraus ergiebt sich der Schluss, dass die Ostia der Vorniere den Peritonealtrichtern der Urniere nicht homolog sein können; die Entstehung beider Organe ist ja eine verschiedene: die Vorniere entsteht als eine Ausstülpung resp. solide Wucherung der lateralen Somitenwand; die Urniere ist ein Abschnitt des Somiten selbst.

An der fundamentalen Verschiedenheit beider Nierensysteme halte ich fest trotz des von mir im Jahre 1889 und 1890 erbrachten Nachweises eines ununterbrochenen Ueberganges des Vornieren- und Urnierensystemes bei den Crocodil- und Schildkrötenembryonen und trotz ähnlicher Befunde, welche Semon an Gymnophionenlarven gemacht hat. Wenn es sich dabei, was allerdings nicht zu läugnen ist, um ausserordentlich grosse Aehnlichkeiten nicht nur hinsichtlich der Drüsenstructur, sondern auch der Glomus- bezw. Glomerulus- und der Serosaverhältnisse handelt, so ist dabei doch in erster Linie an eine vom physiologischen Standpunkt aus sehr nahe liegende Convergenzerscheinung zu denken und nicht zu vergessen, dass sowohl in meinem wie auch in dem Semon'schen Falle bereits hoch ausgebildete Vornieren- und Urnierencanälchen, d. h. fertige Organe bezw. secundäre Erwerbungen vorlagen, über deren erste Anlage wir nichts auszusagen

vermochten. Würden wir jüngere Entwicklungsstadien zur Hand gehabt haben, so hätte sich die Verschiedenheit beider Nierensysteme — davon bin ich fest überzeugt — herausstellen müssen, und Semon wäre nicht so weit gegangen, die Urnierencanälchen für eine „zweite Generation" der Vorniere zu erklären. Dass das von Semon zur Stütze seiner Ansicht beigebrachte Beispiel einer Vergleichung der primären mit den secundären Urnierencanälchen ein unglücklich gewähltes, weil Nichts beweisendes ist, brauche ich nicht weiter zu erörtern, sondern kann auf die Ausführungen von Boveri verweisen, welcher ebenfalls auf das Energischste dagegen Stellung genommen hat.

Wenn nun aber auch die Urnierencanälchen als Harnorgane jüngere Bildungen sind, als die Vornierencanälchen, so sind erstere in ihrer Anlage doch ebenso alt, ja, wir dürfen sagen, älter als die Vornierencanälchen, denn der spätere Hohlraum sowohl wie die spätere Wand des Urnierencanälchens sind als Abschnitte des Somiten vorhanden, noch ehe vom Vornierencanälchen das Geringste wahrzunehmen ist. Zieht man aus diesem Ergebniss einen Schluss auf die Phylogenie, so kann derselbe nur dahin lauten, dass es Wirbelthiere giebt oder gegeben haben muss, bei denen neben den Vornierencanälchen als den noch alleinigen Excretionscanälchen die Homologa der Urnierencanälchen in **anderer** Function vorhanden sind. Ein solches Thier aber ist der Amphioxus. Schon bei diesem Urwirbelthier müssen wir die Homologa der Urnierencanälchen voraussetzen, und es bleibt wohl nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse keine andere Wahl als die, diese Homologa in den Genitalkammern (wovon später noch ausführlicher die Rede sein wird) zu erkennen. Sollte es nun nicht wahrscheinlich sein, dass diese aus den Genitalkammern entstandenen Canäle der Excretion dienstbar gemacht werden? — Die Bedingungen dafür sind vorhanden. Die Canälchen münden in einen bereits als Harnleiter fungirenden Gang, den Vornierengang, und es ziehen Blutgefässe an ihnen vorbei, die, nachdem sie früher die Geschlechtszellen zu ernähren hatten, sogar als sehr wohl entwickelt vorausgesetzt werden dürfen. — Damit habe ich den, wie mir scheint, vollkommen richtigen Gedankengang Boveri's über die Stammesgeschichte des Urnierensystems wiedergegeben, und ich stimme mit diesem Autor auch überein, wenn er mit Semon annimmt, dass sich die Ausleitung des Samens durch die Urnierencanälchen, wie sie bei den meisten Cranioten besteht, in directer Continuität an jenen Zustand entwickelt haben könne, wo die zu Genitalcanälchen gewordenen Kammern zur Ausführung der in der Leibeshöhle sich entwickelnden Geschlechtsproducte, und zwar sowohl der Eier, als des Samens, verwendet wurden. Der Grund aber dafür, dass später nur noch der Samen diesen Weg nimmt, für die Eier dagegen andere Ausführwege geschaffen werden, könnte in der Entwicklung des Urnierenglomerulus gelegen haben, welcher ja das Lumen des Canälchens fast vollkommen verschliesst und dasselbe dadurch für die Eier unwegsam machen muss.

Was den Gefässapparat der fertigen Urniere anbelangt, so ist darüber Folgendes zu bemerken:

Bei der Vorniere habe ich, nach dem Vorgange J. W. van Wijhe's, den ins Cölom einragenden Gefässknäuel als Glomus bezeichnet. Derselbe verhält sich bei Anamnia im Wesentlichen übereinstimmend, bei gewissen Amnioten aber, wie bei Crocodilen und

Cheloniern[1]), zeigt er eine andere Ausgestaltung, d. h. trotz vielfacher Lappung lässt er hier, wie oben schon bemerkt, keine eigentliche Segmentirung erkennen, sondern stellt sich als einheitliches Organ dar, welches sich caudalwärts in den Gefässknäuel der Urniere direct fortsetzt.



Fig. 346 **A** und **B**. Zwei Querschnitte durch die Urniere eines Crocodilembryos von 12 mm Länge. **A** liegt etwas weiter kopfwärts als **B**. Auf ersterer Figur ist nur das Organ der rechten, auf letzterer, welche bei schwächerer Vergrösserung gezeichnet ist, auch ein Theil der linken Seite dargestellt. *Ao* Aorta, *BG* Mesoblastgewebe, *Br* Bronchien, *Car* Cardinalvenen, *Co* Hauptraum des Cöloms, *Co²*, *Co²* abgekammerter Cölomraum des Malpighi'schen Körpers, *CoEp* Cölomepithel, *Dr* Drüsenschläuche der Urniere, *End* Endothel zwischen den Schläuchen der Urniere, *Gl* hinterster (caudalwärts liegender) Abschnitt des Glomus, *Lg* Lunge, *LpM* Lippenrand des Ostium abdominale tubae, *MG* Müller'scher Gang, *MS* Mesenterium, *Nph* letzter, frei ins Cölom mündender Peritonealtrichter [Trichter (Nephrostom-) I. Ordnung], *Sz* dessen dorsale, von dem herabhängenden Glomusrand überlagerte Lippe, *Li* dessen untere, freie Lippe, *Nph* Nephrostom II. Ordnung, welches in den vom Cölom abgekammerten Malpighi'schen Körper (*Co²*) mündet, *Oes* Oesophagus, *VG* Vornierenbezw. Urnierengang, ** Umschlagsrand des Peritoneums oberhalb der Anlage des Müller'schen Ganges.

[1]) Im vordersten Bereich des Excretionsorganes — und dabei kommt sicherlich der Urnierenabschnitt in erster Linie in Betracht — finden sich bei Crocodilen und Schildkröten zahlreiche, mit Wimperepithel versehene und in jüngeren Embryonalstadien sicherlich genau segmental angeordnete Nephrostomen, wodurch eine freie Verbindung mit dem Cölom hergestellt wird. Im Gegensatz zu den übrigen Reptilien, wo die Nephrostomen nur in den allerjüngsten Entwicklungsstadien und auch hier häufig nur in sehr rudimentärer Form auftreten, erhalten sie sich bei Crocodilen und Schildkröten längere Zeit in voller Ausbildung und Function. Dadurch stellt das embryonale Harnsystem dieser beiden Reptiliengruppen ein wichtiges Bindeglied zwischen dem Harnsystem der übrigen Sauropsiden und Säuger einer- und demjenigen der Anamnia, wie vor Allem der Selachier und Amphibien, andererseits dar. Ferner liegt darin ein Hinweis auf das Verhalten der Ur-Reptilien, deren Harndrüse, wie bei den letztgenannten Anamnia, noch zeitlebens mit dem Cölom in Verbindung gestanden haben muss. Für diese Annahme spricht auch die sehr lange Dauer der Urniere bei Crocodilen und Schildkröten, wie ja auch Reste davon bei anderen Reptilien bekanntlich weit über das Embryonalleben hinaus nachweisbar sind.

Im Bereich der Urniere nun zerfällt der Glomus in einzelne Theilstücke, in Glomeruli, und zwar geschieht dieses auf Grund des Umstandes, dass es in seinem Bereich zu einer vielfachen Abkammerung des Peritoneums, d. h. zu jenen Bildungen kommt,

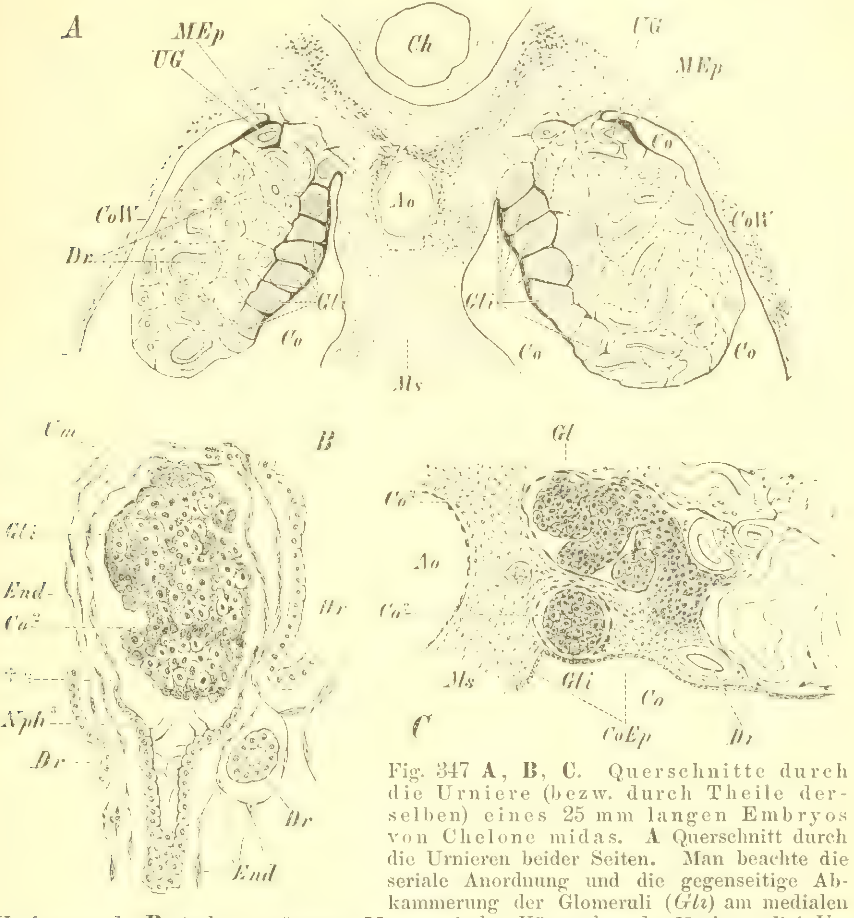


Fig. 347 **A**, **B**, **C**. Querschnitte durch die Urniere (bezw. durch Theile derselben) eines 25 mm langen Embryos von Chelone midas. **A** Querschnitt durch die Urnieren beider Seiten. Man beachte die seriale Anordnung und die gegenseitige Abkammerung der Glomeruli (*Gli*) am medialen Urnierenrand. **B** stark vergrössertes MALPIGHI'sches Körperchen der Urniere. Bei *Um* erfolgt der Umschlag der BOWMAN'schen Kapsel, d. h. des Peritonealepithels, auf den Glomerulus (*Gli*). *End* die von Endothel ausgekleideten interglandulären Räume. Bei †* sieht man den Uebergang des (ebenfalls dem Peritonealepithel entstammenden) Drüsenepithels in das Plattenepithel der BOWMAN'schen Kapsel. **C** Lappig zerfallender Glomus (*Gl*), *Gli* abgekammerter Glomerulus. Sonstige Bezeichnungen: *Ao* Aorta, *Ch* Chorda, *Co* Cölom (Hauptraum), *Co*² zum MALPIGHI'schen Körper abgekammerter Cölomraum (vergl. auch Fig. 346), *CoW* Cölomwand, *CoEp* Cölomepithel, *Dr* Drüsenschläuche der Urniere, *Gl* Glomus, *Gli* Glomerulus, *MEp* Epithel des MÜLLER'schen Ganges, *MS* Mesenterium, *Nph*³ Nephrostom III. Ordnung, *UG* Urnierengang.

welche man als die MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere bezeichnet. Unter letzteren hat man also, entgegen einer früher allgemein verbreiteten Auffassung, keineswegs blasenartig aufgetriebene Canalstrecken der Urnierencanälchen zu verstehen, in die ein Glomerulus „eingestülpt" ist, sondern es handelt sich vielmehr um

abgeschnürte Divertikel der Leibeshöhle, in welche ein Nephrostom der Urniere einmündet und in die ein Gefässknäuel hineinragt. (Vergl. meine Arbeit über den Urogenitalapparat der Crocodile etc.)

Somit besteht zwischen dem MALPIGHI'schen Körper der Vorniere und den isolirten MALPIGHI'schen Körperchen der Urniere sozusagen nur ein gradueller Unterschied.

Wie SEMON gezeigt hat, handelt es sich bei Gymnophionenlarven (Ichthyophis s. Epicrium) um ganz ähnliche Verhältnisse[1]).

An jedem Canälchen der Urniere der Vertebraten in seiner ursprünglichen Form handelt es sich um folgende Abschnitte: 1) um eine trichterartige, von Wimperepithel ausgekleidete Communication mit der Leibeshöhle (**Segmentaltrichter, Nephrostom**); 2) um einen arteriellen Gefässknäuel (**Glomerulus**), welcher von einem auf das Cölom zurückzuführenden Hohlraum umschlossen wird; beide zusammen bilden das **Malpighi'sche Körperchen**; 3) um einen gewundenen **Drüsenschlauch**, welcher in den Sammelgang ausmündet.

Somit werden bei diesem Nierensystem, wie bei der Vorniere, zwei Functionen in Betracht kommen, einmal eine Ableitung von Wasser (Function des Glomerulus) und von Cölomflüssigkeit, und dann vor Allem eine Ausscheidung von Stoffen der regressiven Metamorphose, wobei die Epithelien der Drüsenschläuche dem Blut gegenüber auswählend verfahren.

Dieses zweite Nierensystem, die Urniere, spielt bei den Anamnia die allergrösste Rolle; während es aber bei den meisten Fischen lediglich als Harnsystem bestehen bleibt, geht es bei anderen Fischen, wie bei Selachiern, ferner bei Amphibien und Amnioten gewisse Beziehungen zum Geschlechtsapparate ein; es wird zum **Rete** — sowie zu den **Vasa efferentia testis**, ferner zum **Nebenhoden**, sowie endlich (bei Amnioten) zu mehr oder weniger rudimentären Gebilden von untergeordneter Bedeutung, nämlich zum **Nebeneierstock** (Parovarium), **Paroophoron**, zu der einen **Hydatide** und **Paradidymis**. Daneben kann die Urniere als bleibendes **Harn**system noch fortbestehen (Selachier, Amphibien), oder sie erfährt als solches eine gänzliche Rückbildung (Amnioten), und in diesem Falle bildet sich dann ein drittes Nierensystem, die definitive **Niere** (**Metanephros**) zusammt dem ebenfalls neu sich bildenden **Harnleiter** (Ureter).

Metanephros.

Die definitive Niere hat man nicht als eine neue Bildung, sondern nur gleichsam als eine zweite Generation, d. h. als einen zeitlich später auftretenden Abschnitt der Urniere zu betrachten.

[1]) Wie bei der Vorniere, so existiren auch bei der Urniere von Ichthyophis Innen- und Aussentrichter. Während aber erstere bei der Urniere in den Hohlraum des MALPIGHI'schen Körperchens münden, geschieht dies bei der Vorniere in den segmental gekammerten, aber nicht in isolirte Theilstücke zerfallenden MALPIGHI'schen Körper der Vorniere. Die Aussentrichter dagegen münden bei beiden Nieren in die freie Leibeshöhle.

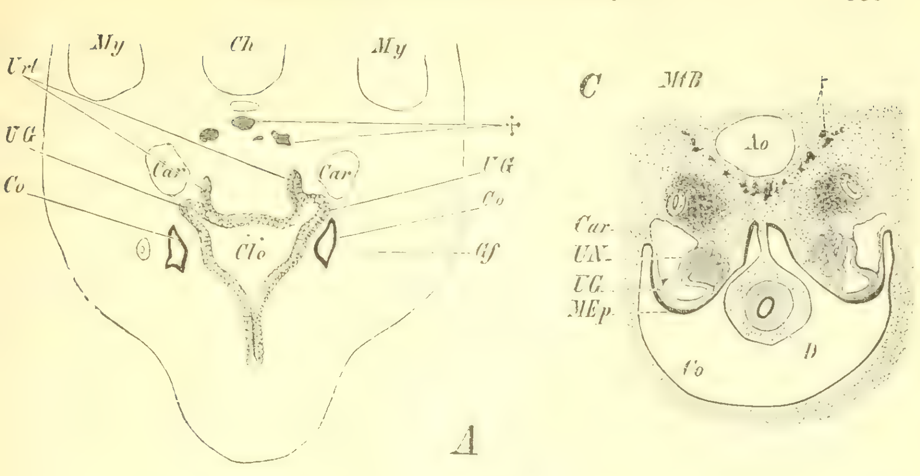
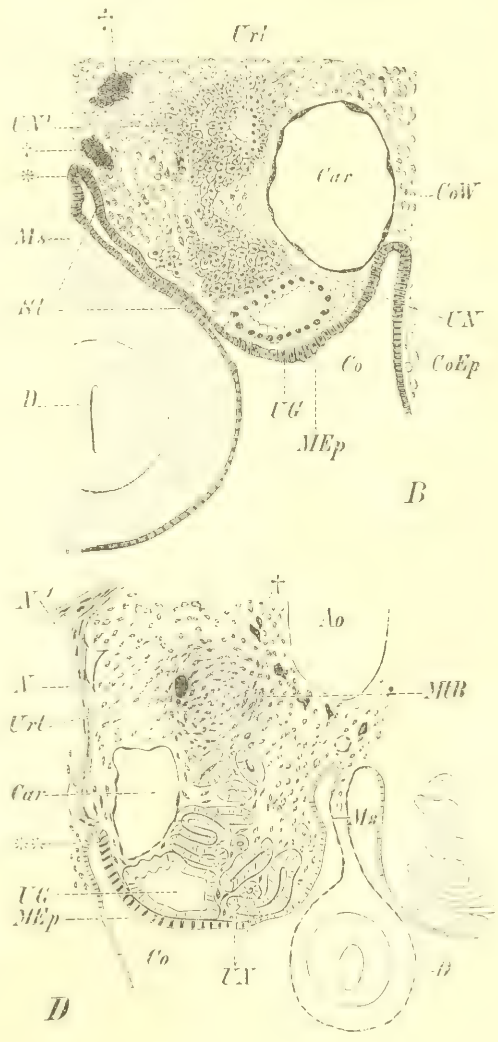


Fig. 348. **A, B, C, D.** Querschnitte durch das hintere Leibesende von Crocodilus biporcatus. Die Schnitte beginnen caudalwärts (**A**) und schreiten in grossen Intervallen kopfwärts fort (bis **D**). *Ao* Aorta, *Car* Cardinalvenen, *Ch* Chorda, *Clo* Cloake, *Co* Cölom, *CoEp* Cölomepithel, *Co W* Cölomwand, *D* Darm, *Gf* Gefäss, *Ms* Mesenterium, *Mep* Epithel des Müller'schen Ganges, *MtB* Proliferirendes Mesoblastgewebe in der Umgebung des Ureters, sogenanntes „Metanephrosblastem", *My* Myotome, *N*, *N*[1] Nerven, *UN* Urniere, *UN*[1] zur Metanephrosanlage auswachsende Urniere, *UG* Urnierengang, *St* Stelle, von wo aus durch Proliferation des Cölomepithels die hintersten Theile der Urniere ihre Entstehung genommen haben müssen, †, † Sympathische Elemente, * Umschlagsstelle des parietalen Cölom-Epithels in das viscerale, *Urt* Ureter.



Was die Entwicklung des Metanephros betrifft, so habe ich dieselbe ebenfalls bei Crocodilen und Schildkröten genauer verfolgt und bin dabei zu folgenden Resultaten gekommen: der Urnierengang treibt an seinem hintersten, in die Cloake sich einsenkenden Ende einen hohlen Spross, welcher, ventral- und etwas lateralwärts von der Aorta

liegend, ziemlich rasch nach vorne (gegen den Kopf zu) wächst. Das umgebende Mesoblastgewebe proliferirt in seiner Umgebung und wird bald reichlicher vascularisirt. Erst nachdem jenes auswachsende Hohlgebilde, welches nichts Anderes ist als der **Ureter**, d. h. der Harnleiter der definitiven Niere, eine ziemlich beträchtliche Länge gewonnen hat, kommt es im Bereich des hintersten Urnierenendes ebenfalls zur Sprossenbildung. Die anfangs soliden, später aber sich höhlenden Zellstränge treffen auf Seitencanäle, die späteren „Sammelgänge", welche vom Ureter entgegenzuwachsen scheinen, und nachdem sich beide Gebilde erreicht haben, kommt es zum secundären Durchbruch in den Ureter. Daraus erhellt, dass die erste Anlage der drüsigen, secernirenden Nierenelemente durch einen Anstoss von der Urniere, nicht aber vom Metanephrosgang, vom Ureter aus, erfolgt. Urniere und bleibende Niere sind also — im Grunde genommen — ein und dasselbe, und dies gilt auch für die MALPIGHI'schen Körper beider Systeme. Hier wie dort handelt es sich um Cölomderivate.

Der Ureter bleibt an seinem Hinterende nicht lange mit dem Urnierengange in Verbindung, sondern erhält durch complicirte Wachsthumsvorgänge, bezüglich deren ich auf die Lehrbücher über Entwicklungsgeschichte verweise, eine gesonderte Ausmündung in den aus dem ventralen Theil des Cloakenraumes[1]) sich differenzirenden Abschnitt der **Harnblase (Vesica urinaria)**.

Mit dem Auftreten der definitiven Niere ist somit die dritte Etappe in der Entwicklung des Excretionssystemes der Wirbelthiere erreicht. Es ist schwer einzusehen, was den Anstoss zu ihrer Entstehung gab, und zwar um so mehr, als Amnioten (z. B. unter den Reptilien Lacerta) existiren, bei welchen die Urniere bis zum zweiten Lebensjahr ihres Besitzers neben der definitiven Niere in Function bleibt. Auch bei zahlreichen anderen Sauriern (bei Uromastix und Chamaeleo z. B.) finden sich das ganze Leben hindurch mehr oder weniger ansehnliche, offenbar noch functionirende Reste der Urniere.

Immerhin kann man daran denken, die Ursache des im Laufe der Stammesgeschichte, bezw. der Ontogenie sich anbahnenden Schwundes der Urniere als einer Harndrüse in wichtigen, z. Th. mechanischen, auf die Entwicklung anderer Organsysteme sich beziehenden Verhältnissen zu suchen. (Correlation). Ich verweise bezüglich des Näheren auf meine Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der Crocodile und Schildkröten (s. Literaturverzeichniss).

In jenen die Embryonalzeit überdauernden Resten der Urniere liegt der Anknüpfungspunkt an die Anamnia. Mit anderen Worten: es müssen in der Ahnenreihe der Amnioten Formen existirt haben, bei welchen die Urniere als eigentliche Harndrüse das ganze Leben hindurch bestand, während die jetzige

[1]) Wie F. KEIBEL an Embryonen verschiedener Säugethiere und des Menschen nachgewiesen hat, entsteht hier der untere Theil der Harnblase aus dem ventralen, vorderen, von Plattenepithel ausgekleideten Abschnitte der Cloake. Letztere besitzt nämlich in einem gewissen Entwicklungsstadium zwei laterale, einander entgegenwachsende Falten, welche die betreffende Abkammerung des anfangs gemeinsamen Cloakenraumes bewirken. Aus dem hinteren, dorsalen Abschnitt, welcher von Cylinderepithel ausgekleidet ist, wird der Mastdarm.

eigentliche Niere noch höchst unvollkommen war. Später wurde dann jene für die Excretion ungenügend; die neue Niere begann die Hauptrolle zu spielen, und jene wurde überflüssig (MIHALCOVICS).

Die männlichen und weiblichen Geschlechtsgänge.

Ich habe oben bemerkt, dass die Urniere von den Amphibien und Reptilien an in Beziehung zum Geschlechtsapparat tritt. Zugleich machte ich aber auch darauf aufmerksam, dass bei den Amphibien gleichzeitig ein gewisser Abschnitt der Urniere als Harndrüse noch bestehen bleibt.

Diese Arbeitstheilung — denn um eine solche handelt es sich hier — zieht nun den Urnierengang in Mitleidenschaft, insofern er bei den Männchen der Amphibien nicht nur als Ausführungsweg für den Harn, sondern auch als solcher für den Samen dient; kurz, er wird hier zum **Harnsamenleiter**. Gleichwohl aber entspricht er in dieser Form nicht mehr dem ganzen (uns bis jetzt bekannten) primären Urnierengang, sondern nur einem Theile desselben. Mit anderen Worten: In Folge der schon erwähnten doppelten Function des primären Urnierenganges ist es bei Amphibien (auch die Selachier gehören schon hierher) zur Anlage zweier Canäle gekommen. Der eine ist der oben schon besprochene Harnsamenleiter (secundärer Urnierengang), der andere wird als **Müller'scher Gang** bezeichnet. Beim männlichen Geschlecht bleibt der MÜLLER'sche Gang in der Regel rudimentär, während er beim Weibchen zum ausschliesslichen Geschlechtsgang wird und als solcher in einen proximalen, kopfwärts liegenden, einen mittleren und einen distalen oder caudalen, in der Cloake ausmündenden Abschnitt zerfällt. Der erste wird bei höheren Wirbelthieren als **Eileiter (Tuba)**, der zweite als **Fruchthälter (Uterus)**, der dritte als **Scheide (Vagina)** bezeichnet.

Auf Grund dieses Verhaltens wird bei weiblichen Amphibien und Selachiern der secundäre Urnierengang nur als Ausführungsgang der Urniere, d. h. als Harngang, benützt.

Was speciell die Selachier betrifft, so kommt es hier durch Auftreten einer das Lumen des primären Urnierenganges durchsetzenden und zugleich caudalwärts fortwachsenden Falte zu einer Abspaltung des hinteren Abschnittes des primitiven Urnierenganges. Dies gilt übrigens nur für das weibliche Geschlecht; bei männlichen Thieren, mit Ausnahme der Chimaera, wo sie ebenfalls eine totale ist, wird jene Trennung nur angedeutet.

Nach der Auffassung BALFOUR'S, SEDGWICK'S und VAN WIJHE'S persistirt die Vorniere in veränderter Form und mit Aufgabe ihrer excretorischen Function im weiblichen Geschlechte aller Cranioten, welche einen MÜLLER'schen Gang besitzen, also bei Selachiern, Dipnoërn, Amphibien und Amnioten. Sie bildet die Umgebung des Ostium abdominale jenes Ganges und hat die Aufgabe der Ueberführung der Eier aus der Bauchhöhle in den Ausführungscanal übernommen, wie bei den Männchen dieser Thiere der vordere Theil der Urniere den Samen aufnimmt und in das Vas deferens leitet. Wie ist nun aber das Vorkommen des übrigen Theiles des MÜLLER'schen Ganges beim Männchen, d. h. wie ist die auch hier auftretende Spaltung des Vornierenganges zu erklären? —

Van Wijhe giebt darauf folgende Antwort: Die Chordaten waren ursprünglich Hermaphroditen, wie für die Vorfahren der Vertebraten Haeckel schon längst hervorgehoben hat. Dies wird bewiesen durch den Hermaphroditismus bei Tunicaten, einigen Teleostiern, Amphibien und Cyclostomen. Die Spaltung des Vornierenganges kam zu Stande, um die Selbstbefruchtung zu verhindern, welche natürlich stattfinden konnte, so lange die durch ein Ostium der Vorniere eintretenden Eier und das durch den oralen Theil der Urniere eintretende Sperma in einen und denselben Theil zusammenkamen.

Bei den Cyclostomen und den meisten Teleostiern wurde die Selbstbefruchtung verhindert durch die ungleichzeitige Heranreifung der Testes oder der Ovarien, und dasselbe gilt auch für die übrigen Cranioten, allein der Vorgang fand hier erst statt nach vorhergegangener Spaltung des Pronephrosganges. Diese Spaltung trat bei den Cyclostomen und Teleostiern nicht auf, da hier der Gang nicht zur Ausführung der Geschlechtsproducte verwendet wurde.

Bezüglich der Semon'schen Auffassung von dem Wesen und dem Grundplan der Urogenitalverbindung verweise ich auf den Schluss des die Geschlechtsdrüsen behandelnden Capitels.

Bei den Amphibien entsteht nach Kollmann, Marshall und Bles der Müller'sche Gang ganz so, wie dies später von den Amnioten genauer geschildert werden wird, d. h. unabhängig vom primären Urnierengang, vom Cölomepithel her. Nach Fürbringer ist das bei Salamandra nur ausnahmsweise, bei Triton cristatus und taeniatus nach Jungersen constant der Fall.

Bei Anuren soll der Müller'sche Gang erst entstehen, wenn die Larve den letzten Rest des Schwanzes verloren hat, und zwar unter Neubildung vom Peritonealepithel her. Das Ostium abdominale tubae soll hier erst secundär in das Cölom durchbrechen (?).

Dass der Müller'sche Gang ein verhältnissmässig erst spät erworbenes Organ ist, spricht sich auch bei den Amnioten durch seine langsame, erst in späteren Embryonalstadien erfolgende Entwicklung aus. Bei allen Amnioten geschieht die Entwicklung gänzlich unabhängig vom Urnierengang, und stets handelt es sich um eine Neubildung vom Cölomepithel aus. Allerdings erfolgt der Bildungsprocess eines grossen Abschnittes des Müller'schen Ganges häufig, wenn nicht immer, in sehr nahen Lagebeziehungen zum Urnierengang, und das ist — meine ich — immerhin sehr bemerkenswerth! Besonders deutlich vermochte ich die Entwicklung an Crocodil- und Schildkrötenembryonen zu verfolgen. Hier handelt es sich in den ersten Stadien im vorderen Leibesraum um eine Erhöhung des Cölomepithels, und zwar speciell an jener Stelle, wo sich die Serosa von der lateralen Seite der Urniere auf die Bauchwand umschlägt. Weiterhin kommt es dann in der Gegend des Ostium abdominale tubae zu einer, in einer langgezogenen Spiraltour erfolgenden Einrollung des Cölomepithels, oder anders ausgedrückt: es entstehen im Bereich des Cölomepithels zwei Lippen oder Falten, wovon die eine schon sehr weit vorne an der Uebergangszone zwischen Somato- und Splanchnopleura einsetzt und sich dann spiralig gewunden in die zweite, weiter hinten von der Splanchnopleura entspringende Lippe fortsetzt. Während nun der Müller'sche Gang, der, dem eben Mitgetheilten entsprechend, in seinem proximalen Abschnitt nichts Anderes als ein

röhrenförmiges Divertikel des Cöloms darstellt, caudalwärts wächst, legt er sich dem Urnierengang enge an. Anfänglich sind beide Gänge noch durch muskulöses und fibröses Gewebe voneinander geschieden, weiter nach hinten zu aber berühren sich die Epithelien beider Röhren direct. Noch weiter distalwärts hört das Lumen des Müller'schen Ganges ganz auf, und letzterer wird in dem betreffenden Entwicklungsstadium durch eine solide, auf der Wucherung des Cölom-

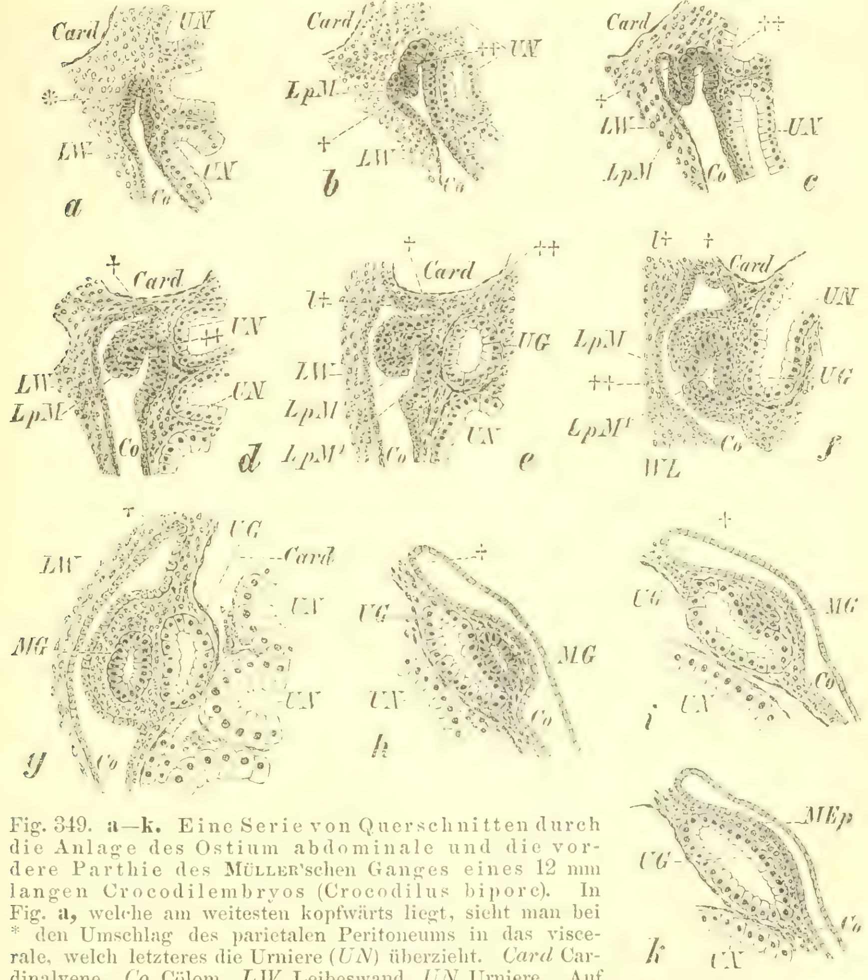


Fig. 349. **a—k.** Eine Serie von Querschnitten durch die Anlage des Ostium abdominale und die vordere Parthie des Müller'schen Ganges eines 12 mm langen Crocodilembryos (Crocodilus biporc). In Fig. **a**, welche am weitesten kopfwärts liegt, sieht man bei * den Umschlag des parietalen Peritoneums in das viscerale, welch letzteres die Urniere (*UN*) überzieht. *Card* Cardinalvene, *Co* Cölom, *LW* Leibeswand, *UN* Urniere. Auf Fig. **b** zerfällt die auf Fig. **a** mit * bezeichnete Bucht durch die Falte *LpM* in zwei Abschnitte, einen lateralen † und einen medialen ††. Welche Verschiebungen jene Falte *LpM* und die beiden Buchten † und †† weiter nach hinten (caudalwärts) erfahren, geht aus einem Vergleich der Fig. **b**, **c**, **d** hervor. In Fig. **e** theilt sich die Bucht † noch einmal in einen lateralen (*l*†) und einen medialen Schenkel (†), bis sie in Fig. **g** bei † wieder einfach wird. Von Fig. **e** an tritt eine von der Splanchnopleura entspringende, zweite Lippe (LpM^1) auf, welche sich weiter caudalwärts (Fig. **f**) der Lippe (*LpM*) nähert und endlich (Fig. **g** und **h**) mit ihr zusammenfliesst. Damit ist der vorderste Abschnitt des Oviductes (Müller'schen Ganges, *MG*) gebildet. Noch weiter caudalwärts (Fig. **i**) hat der Müller'sche Zellstrang noch kein Lumen, und noch weiter distalwärts beginnt er um diese Zeit noch zu verstreichen (Fig. **k**).

epithels beruhende Zellsäule fortgesetzt. Wie diese sich caudalwärts verlängert, ob durch appositionelles oder interstitielles Wachsthum, lässt sich bei Schildkröten (Chelonia midas) leichter entscheiden als bei Crocodilen, und zwar in dem Sinne, dass es sich bei jenen um eine von der freien, epithelialen Oberfläche der peritonealen Tubenfalte ausgehende Zellproliferation handelt.

Dazu dürfte noch ein dauerndes, interstitielles Wachsthum der schon gebildeten Anlage kommen. In dem soliden Zellstrang tritt dann nachträglich, und zwar häufig anfangs nur an einzelnen inselartigen Stellen, die erst später secundär miteinander confluiren, ein Lumen auf. Der Durchbruch des Ganges in die Cloake erfolgt erst spät. —

So besteht also scheinbar ein tiefer Gegensatz zwischen der Entwicklung des MÜLLER'schen Ganges der Selachier einer- und demjenigen der übrigen Vertebraten andererseits. Ich sage scheinbar, denn Alles in Allem erwogen, handelt es sich, die mesodermale Entstehung des Urnierenganges vorausgesetzt, dort um einen und denselben Mutterboden, um die Cölomwand, mag sich nun der MÜLLER'sche Gang direct aus der epithelialen Auskleidung derselben entwickeln, oder mag er sich aus dem genetisch unter denselben Gesichtspunkt fallenden Vor- bezw. Urnierengang differenziren. — Vieles steht bezüglich der endgiltigen Lösung jener Frage von einer genaueren Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Ganoiden, Dipnoër und Urodelen zu erwarten.

Am proximalen Ende des MÜLLER'schen Ganges, d. h. an den Lippen des abdominalen Ostium tubae, entstehen bei den höheren Amnioten Erhebungen und Einschnitte; das sind die sogenannten **Fimbrien.** Wohl davon zu sondern ist aber die bei Säugethieren zu hoher Bedeutung gelangende Fimbria ovarica. Diese stellt nach den Untersuchungen von MIHALKOVICS den proximalen Theil einer Peritonealleiste dar, die bei ganz jungen menschlichen Embryonen an der medialen Seite der Urniere von der Tubenöffnung an bis zur Leistengegend hinunterzieht, und deren mittlerer Theil zur **Geschlechtsdrüse** wird, während aus den anderen Theilen solche Peritonealfalten entstehen, in deren freiem Rand das Bindegewebe sich strangartig verdickt [1]). Die nahen Beziehungen der Fimbria ovarica zum Eierstock finden in ihrer eigenen Entwicklung eine Erklärung: diese Fimbrie ist nämlich der proximale Theil der Geschlechtsleiste, an welcher aber die specifischen Geschlechtszellen nicht zur Entwicklung kommen.

Bei den Sauropsiden, wie bei den Anamnia, bleiben die MÜLLER'schen Gänge stets das ganze Leben hindurch getrennt, und dies gilt auch noch für die niedersten Säugethiere, die Didelphen. Bei allen übrigen Mammalia aber kommt es noch in embryonaler Zeit zu einer mehr oder weniger ausgedehnten Verwachsung derselben, und zwar beginnt diese wahrscheinlich bei allen Monodelphen im oberen Drittel des sogenannten Geschlechtsstranges, bevor noch der Durchbruch in den Urogenitalsinus erfolgt ist. Ueber den Zerfall in Tuba, Uterus und Vagina gilt das oben schon Mitgetheilte (vergl. das specielle Capitel über die Säugethiere).

---

[1]) Die Geschlechtsdrüse geht bei ihrem später zu schildernden Descensus aus ihrer ursprünglichen Längsrichtung bei vielen Säugern nachträglich in eine Querstellung über. (Siehe später.)

A

Amnioten.

Legt sich bei sämmtlichen Amnioten noch an, erfährt aber auch hier schon in fötaler Zeit als Harnsystem eine vollständige Rückbildung. Steht wahrscheinlich in Beziehungen zur Nebenniere.

GD

Bleibt bei allen Amnioten zeitlebens bestehen, gewinnt secundäre Beziehungen zur Urniere und wird zum Ausführungsgang derselben.

Verliert bei allen Amnioten, und zwar in der Regel schon in embryonaler Zeit, ihre Function als Harndrüse, verschwindet zum grossen Theil und geht mit dem Rest Beziehungen zum Geschlechtsapparat ein.

C

H

UN

(NH



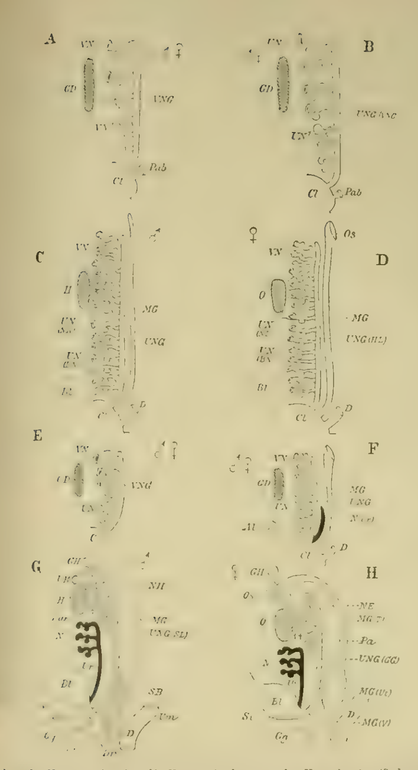


Fig. [illegible]. **Uebersicht über die Urogenitalorgane der Vertebraten (Schema).** **A** Vornierenstadium der Anamnia, **B** Urnierenstadium der Anamnia, **C** Urogenitalapparat der männlichen —, **D** der weiblichen Amphibien, **E** Vornierenstadium der Amnioten, die Urniere ist in der Anlage begriffen, **F** Urogenitalapparat der Amnioten (Stadium der geschlechtlichen Indifferenz), **G** Urogenitalapparat der männlichen —, **H** der weiblichen Amnioten (♂ Mann, ♀ Weib) *VN* Vorniere, *VN*¹ Vorniere noch in der Anlage begriffen, *VNG* Vornierengang, *UN* Urniere, bei *UN*¹ noch in der Anlage begriffen, *NH*, *NE* derjenige Theil der Urniere, der zum Nebenhoden und Nebeneierstock wird, *Par*, *Pa* Rudimente der Urniere: Paradidymis und Paroophoron, † Rete et Vasa efferentia testis, †† ein diesen Gebilden homologes Netzwerk am Hilus ovarii, *GH* gestielte Hydatide (*GH* stellen ebenfalls Rudimente der Urniere beim weiblichen Geschlechte dar), *BN* derjenige Theil der Urniere, welcher bei Amphibien (und Selachiern) zur sogenannten Beckenniere wird, *UNG* Urnierengang, welcher bei männlichen Amphibien (und Selachiern) zum Harnsamenleiter, bei weiblichen zum Harnleiter (*HL*) wird. Bei den Amnioten männlichen Geschlechts wird daraus der Samenleiter (*SL*), im weiblichen Geschlecht der Gartner'sche Gang (*GG*), *SB* die aus dem Urnierengang auswachsenden Samenblasen, *W* Weber'sches Organ (ist irrthümlicherweise auf Fig. **G** anstatt auf Fig. **H** eingezeichnet), *MG* Müller'scher Gang, der sich bei Säugern in die Tuba (*T*), den Uterus (*Ut*) und die Vagina (*V*) differenzirt, *Os* Ostium abdominale tubae, *UH* und *Um* ungestielte Hydatide und Uterus masculinus (Rudimente des Müller'schen Ganges), *N* die aus dem Urnierengang auswachsende definitive Niere (Metanephros) der Amnioten, sammt dem Ureter (*Ur*), *Al* Allantoisgang, *Bl* Harnblase, *Si* Sinus urogenitalis, *Gg* Geschlechtsglied, *GD* Geschlechtsdrüsen im Stadium der Indifferenz, *O* Ovarium, *H* Hoden, *Cl* Cloake, *D* Enddarm, *Pab* Pori abdominales.

		Anamnia.	**Amnioten.**
Vorniere	Mann und Weib	Legt sich bei allen Anamnia an, bleibt aber nirgends (Amphioxus?) als bleibendes Harnsystem bestehen. Steht in Beziehungen zur Anlage der Nebenniere.	Legt sich bei sämmtlichen Amnioten noch an, erfährt aber auch hier schon in fötaler Zeit als Harnsystem eine vollständige Rückbildung. Steht wahrscheinlich in Beziehungen zur Nebenniere.
Vornieren-gang	Mann und Weib	Bleibt bei allen Anamnia zeitlebens bestehen, gewinnt aber secundäre Beziehungen zur Urniere und wird zum Ausführungsgang derselben.	Bleibt bei allen Amnioten zeitlebens bestehen, gewinnt secundäre Beziehungen zur Urniere und wird zum Ausführungsgang derselben.
Urniere	Mann und Weib	Fungirt bei allen über dem Amphioxus stehenden Fischen zeitlebens als Harndrüse, gewinnt aber bei Selachiern und Amphibien in ihrem vorderen (proximalen) Abschnitt (Geschlechtstheil der Urniere) Beziehungen zum Geschlechtsapparat. Der hintere (distale) Abschnitt bleibt als bleibendes Harnsystem bestehen.	Verliert bei allen Amnioten, und zwar in der Regel schon in embryonaler Zeit, ihre Function als Harndrüse, verschwindet zum grossen Theil und geht mit dem Rest Beziehungen zum Geschlechtsapparat ein.
	Mann	Wird in ihrem proximalen Abschnitt zum ganzen Nebenhoden, fungirt zugleich aber noch als Urniere.	Wird in ihrem proximalen Abschnitt zum Rete und den Vasa efferentia testis, zum Kopf des Nebenhodens und vielleicht zur gestielten Morgagni'schen Hydatide, in ihrer distalen Parthie wird sie zur Paradidymis (Giraldès'sches Organ).
	Weib	Bleibt als Niere bestehen.	Wird in ihrem proximalen Abschnitt zum grössten Theil des Parovariums, in ihrem distalen zum Paroophoron.
Urnieren-Gang	Mann	Fungirt bei der grössten Mehrzahl der Fische nur als Ausführungsgang der Urniere. Bei Selachiern und Amphibien dient er als Harnsamenleiter.	Wird in seinem proximalen Abschnitt zum Körper und Schwanz des Nebenhodens, in seinem distalen zum Samenleiter (Vas deferens).
	Weib	Fungirt ausschliesslich als Ausführungsgang der Urniere, d. h. als Harnleiter.	Geht in der Regel zum grössten Theil zu Grunde; der proximale Theil erhält sich als eine Art von Sammelgang zuweilen im Bereich des Nebeneierstockes. In gewissen Fällen kann er in seiner Gesammtheit als Gartner'scher Gang persistiren. Das distale Ende wird zum Weber'schen Organ.
Müller'scher Gang	Mann	Verfällt in postembryonaler Zeit einer Rückbildung, bleibt aber zeitlebens in seiner ganzen Continuität deutlich erkennbar.	Wird in seinem proximalen Abschnitt zur ungestielten Morgagni'schen Hydatide, in seinem distalen bei Säugern zum Uterus masculinus. Ausnahmsweise erhält er sich in seiner ganzen Länge als Rathke'scher Gang. Bei Sauropsiden erlischt der distale Abschnitt.
	Weib	Wird zum gesammten Tractus genitalis.	Wird zum gesammten Tractus genitalis (Tuba, Uterus, Vagina).
Niere und Ureter	Mann und Weib	fehlt.	Entwickelt sich theils (Ureter) vom distalen Ende des Urnierenganges, theils (secernirende Elemente) von dem caudalen Abschnitte der Urniere aus.
Geschlechts-drüse	Mann	Hoden.	Hoden.
	Weib	Ovarium.	Ovarium.



Wie bei den Anamnia, so spielt auch bei den Amnioten der Müller'sche Gang im männlichen Geschlecht nur eine sehr untergeordnete Rolle und verliert fast jegliche physiologische Bedeutung. Während sein proximaler Abschnitt zu dem unter dem Namen der **ungestielten Morgagni'schen Hydatide** bekannten kleinen Anhängsel des Hodens wird, confluiren die distalen Enden miteinander und erzeugen bei Säugern ein kleines Bläschen, den sogenannten **Uterus masculinus**, der sich später in den Sinus urogenitalis öffnet. Bei den Sauropsiden kommt es im männlichen Geschlecht nie zum Durchbruch der Müller'schen Gänge in die Cloake.

Was nun die späteren Schicksale des Urnierenganges oder, wie er häufig auch genannt wird, des Wolff'schen Ganges beim männlichen Geschlecht (Amnioten) anbelangt, so bestehen sie, um gleich mit der Hauptsache zu beginnen, darin, dass derselbe ausschliesslich in den Dienst des Geschlechtsapparates tritt. Wie beim weiblichen Geschlecht der Müller'sche, so dient beim männlichen der Urnierengang zur Abfuhr der Geschlechtsproducte, kurz er wird in seinem grösseren distalen Abschnitt zum **Samenleiter (Vas deferens)**, in seiner kleineren proximalen Parthie aber zum Körper und Schwanz des **Nebenhodens**. Aus dem Samenleiter wachsen bei den Säugethieren die **Samenblasen** aus: Dieselben dienen theils als Aufbewahrungsort des Samens, theils mischt sich ihr Drüsensecret demselben bei und verdünnt so die Samenflüssigkeit.

Beim weiblichen Geschlecht erfährt der Urnierengang seiner grössten Ausdehnung nach in der Regel eine Rückbildung; jedoch kann er da und dort (gewisse Säuger) als sogenannter **Gartner'scher Gang** erhalten bleiben[1]). Im letzteren Fall ist er in der Seitenwand des Uterus und der Vagina zu suchen, und seine Ausmündung würde, auf Grund der homologen Beziehungen zwischen dem Colliculus seminalis und dem Hymen, im Bereich des letzteren liegen.

Verhältnissmässig am häufigsten erhält sich beim weiblichen Geschlecht das proximale Ende des Urnierenganges, das sich weiterhin am Aufbau des später zu schildernden **Nebeneierstockes (Parovarium)** betheiligt.

Anfänglich münden sowohl die Geschlechtsgänge als der Darm nach hinten zu in einen gemeinsamen Hohlraum, in die sogenannte **Cloake**, ein Verhalten, welches bei sämmtlichen Sauropsiden, sowie auch noch bei den niedersten Säugethieren das ganze Leben bestehen bleibt. Bei den höheren Mammalia jedoch kommt es im Laufe der Entwicklung durch Bildung des **Mittelfleisches (Perineum)** zu einer Abspaltung jener Canalmündungen voneinander, wodurch sowohl der Darm als auch der Urogenitalapparat getrennte Oeffnungen erhalten (Fig. 350 G, H). Nun erst kann man eigentlich von dem schon öfter erwähnten, eine stielartige (proximale) Verlängerung der Allantoisblase darstellenden Urogenitalsinus sprechen. An seiner Vorderwand bildet sich bei höheren Typen das **Geschlechtsglied**.

Einen **Urogenitalcanal** besitzen nur die Säugethiere; bei Vögeln verkümmert er schon in fötaler Zeit zusammt der Allantois, aus welcher er entstand. Bei diesen münden daher alle jene Gänge

---

[1]) Beim weiblichen Geschlecht werden die dem distalen Ende des Urnierenganges entsprechenden Rudimente als Weber'sches Organ bezeichnet.

(Ureteren, MÜLLER'sche — und WOLFF'sche — Gänge) in die Cloake. Ein Damm kommt nicht zur Entwicklung.

Ueber alle diese Verhältnisse vergl. das schematische Uebersichtsbild (Fig. 350).

Geschlechtsdrüsen.

Die weiblichen und männlichen Generationszellen, d. h. Ei- und **Samenzellen,** entstehen durch eine Differenzirung des Cölomepithels. Man spricht deshalb von einem **Keimepithel.**

Gewisse Befunde bei Anamnia und Amnioten weisen darauf hin, dass sich die Geschlechtsdrüsenanlage früher über eine grössere Zahl von Körpersomiten erstreckte, als dies heutzutage der Fall ist, und zweitens, dass sie ursprünglich eine **segmentale** war. Den werthvollsten Beitrag zur festeren Begründung dieser Lehre hat BOVERI geliefert, welcher in seinen Studien über Amphioxus zu folgenden Resultaten gekommen ist.

Die Urwirbel des Amphioxus (vom 10. bis zum 35., bezw. 36.) enthalten nicht nur ein Myotom und Sclerotom, sondern noch einen dritten specifischen Abschnitt, den man seiner Bestimmung gemäss als Gonotom[1]) bezeichnen kann. Die weiter kopf- bezw. schwanzwärts liegenden Somiten kann man den Sexualsomiten gegenüber als asexuale Somiten bezeichnen. Da aber für beide dieselbe Grundlage besteht, so eröffnet sich die Möglichkeit, dass sich sowohl bei den Vorfahren des Amphioxus die Gonotome über eine grössere Zahl von Segmenten erstreckt haben könnten, als auch, dass gewisse Nachkommen derselben sich in dieser Richtung entwickeln könnten.

Das Gonotom des Amphioxus lässt sich definiren als ein bestimmter, ventraler Abschnitt der Somiten, der von einer vorderen und einer hinteren, einer medialen und einer lateralen Wand umgrenzt wird. Die beiden letzteren Wände gehen ventralwärts ineinander über und bilden somit zugleich den ventralen Abschnitt des Gonotoms. Dorsalwärts steht dasselbe zunächst mit dem vereinigten Scleromyotom in offenem Zusammenhang, während es nach vorne und hinten an die Muskelsepten stösst. Zur Zeit, wo Somit und Seitenplatten noch einheitlich sind, muss das Gonotom, als der ventralste Abschnitt des Somiten, direct an die Seitenplatten angrenzen. Da die gleiche Definition auch für die Nephrotome s. Gononephrotome der Cranioten gilt (letztere enthalten ja in ihrem ventralen Bereich auch die Urgeschlechtszellen), so erhellt daraus, dass das Gonotom des Amphioxus dem Gononephrotom der Cranioten homolog ist, dass somit die segmentalen Verbindungscanäle zwischen der unsegmentirten Leibeshöhle und den Scleromyotomen, d. h. die Urnierencanälchen der Cranioten, z. Th. den Genitalkammern des Amphioxus entsprechen. Es erfolgt also die Abgrenzung der Somiten und Seitenplatten bei Amphioxus und den Cranioten nicht an genau entsprechender Stelle, sondern sie geschieht bei Amphioxus weiter ventralwärts, sodass also hier der dem Gononephrotom

---

[1]) Ueber die phylogenetischen Beziehungen der Gonotome zu der Entstehung der Urniercanälchen vergl. den die letzteren behandelnden Passus der entwicklungsgeschichtlichen Einleitung, vergl. auch Fig. 351.

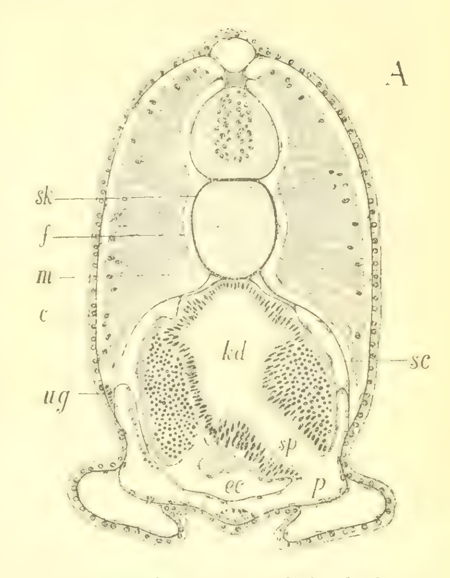


Fig. 351. **A** Querschnitt durch die Kiemenregion eines 5 mm langen Embryos von Amphioxus, nach Th. Boveri. Die Figur ist derart schematisirt, dass an Stelle der auf einem Querschnitt in mehrfacher Zahl erscheinenden Myomerendurchschnitte nur ein einziger eingezeichnet ist. Der Schnitt ist so geführt, dass links ein primärer Kiemenbogen in ganzer Länge, rechts eine Kiemenspalte und ein Theil eines secundären Bogens getroffen ist. *c* Das Cutisblatt, welches unten in spitzem Winkel in das skeletogene Blatt (*sk*) (die mediale Wand des Myocöls) übergeht. An der dorsalen Begrenzung des Urwirbels setzt sich dieses Blatt in das Fascienblatt (*f*), das Cutisblatt in das Muskelblatt (*m*) fort, welche beiden, eng aneinandergeschmiegt, den Muskel bilden, der seitlich ringsum frei und nur dorsal wie an einer Art Mesenterium (Hatschek) aufgehängt, sich zwischen den Dissepimenten ausspannt. *sp* Kiemenspalte, *p* Peribranchialhöhle. Dorsal von letzterer liegt ein ziemlich ansehnlicher und continuirlicher Cölomraum (*sc*), das subchordale Cölom (Spengel), welches sich, wie die linke Seite der Figur zeigt, in jeden primären Kiemenbogen als enges Rohr fortsetzt, um ventral in das wiederum continuirliche Endostylcölom (*ec*) sich fortzusetzen, *kd* Kiemendarm, *ug* Anlage der Geschlechtsdrüsen im ventralen Bereich (Gonotom) des Urwirbels. **B** Schematischer Querschnitt durch die Kiemen- und Genitalregion eines jungen Amphioxus. Nach Th. Boveri. Der Schnitt ist so gedacht, dass beiderseits ein primärer Kiemenbogen der Länge nach durchschnitten ist. Die durch Schraffirung des Lumens ausgezeichneten Mesoblastabschnitte sind segmental. **C** Schematischer Querschnitt durch einen Selachierembryo mit ausgebildetem Vornierengang, entworfen von Th. Boveri nach den Abbildungen von Rabl, Rückert, van Wijhe und Ziegler, mit specieller Anlehnung an die Fig. 14 des letztgenannten Autors (der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern). (Ueber die Schraffirung vergl. Fig. 351 **B**.)

Fig. 351.

Haut
Sclerotom
Rückenm.
Myotom
Chorda
Aorta
Kiemendarm
Coelom
Peribranch. Raum
Gonotom
B

Rückenm.
Haut
Myotom
Chorda
Sclerotom
Aorta
Sclerotom
Nephrotom (Gono-Nephrotom)
Vornierengang
Darm
Coelom
C

entsprechende Abschnitt noch in den Bereich des Somiten fällt. Oder anders ausgedrückt: Die beim Amphioxus noch abgeschlossenen Genitalkammern öffneten sich im Laufe der Phylogenese gegen das subchordale Cölom, und durch diese Oeffnungen zogen sich die Sexualzellen allmählich aus den segmentalen Kammern herüber in die unsegmentirte Leibeshöhle, allwo sie bei den Cranioten dauernd ihre Entstehung nehmen. Es handelt sich also um eine phylogenetische Wanderung der Sexualzellen.

Durch diese später zu besprechenden, gegenseitigen ausserordentlich nahen Beziehungen des Harn- und Geschlechtssystems bei Amphioxus werden auch die früher z. Th. schon erwähnten Verhältnisse der Cranioten verständlich. Es wachsen nämlich hier Sprossen der Malpighi'schen Körperchen der Urniere in die Keimdrüse hinein, verflechten sich in derselben zu Netzen („Segmentalsträngen") und umschliessen dabei (in einem späteren Entwicklungsstadium) die in Gruppen oder Nestern zusammenliegenden, noch indifferenten Geschlechtszellen, die sogenannten **Ureier**.

Auf einen anfangs indifferenten Zustand der Geschlechtszellen, welche, wie schon erwähnt, bei allen Cranioten im dorsalen Bezirk der Cölomwand, zu beiden Seiten und zugleich etwas ventral von der Aorta entstehen, folgen bald weitere, nach beiden Geschlechtern verschiedene Wachsthumsvorgänge, welche eine besondere Besprechung erheischen.

Das weibliche Geschlecht.

Beim weiblichen Geschlecht, d. h. also im **Ovarium**, spielen die aus der Urniere stammenden Segmentalstränge nur eine vorübergehende Rolle und gehen wahrscheinlich später ganz zu Grunde. Sie bilden nicht das **Follikelepithel**, denn letzteres ist auch bei den Eiern solcher Thiere in typischer Weise vorhanden, deren Segmentalstränge die Keimdrüse nachgewiesenermassen nie erreichen. Das Follikelepithel oder, wie der andere Name lautet, die Granulosazellen, gehen vielmehr ebenfalls aus umgewandelten Ureiern hervor. Diese umgeben eine Centralzelle, das eigentliche **Ei**.

Gewisse Beobachtungen an Wirbellosen stellen es ausser Zweifel, dass hier die das Ei umgebenden Zellen als Nährmaterial für dasselbe dienen. Bei Vertebraten fallen die Granulosazellen unter den Gesichtspunkt eines Nährorgans; allein einen ganz sicheren Einblick in diese Verhältnisse besitzen wir noch nicht. Möglicher Weise spielt das Granulosa-Epithel der Vertebraten auch bei der Rückbildung der im Ovarium verbleibenden, d. h. nicht zur Befruchtung gelangenden Eier eine Rolle. Mit Sicherheit ist letzteres von Ruge für die Leukocyten nachgewiesen, und auch rothe Blutkörperchen kommen dabei vielleicht mit in Betracht. Mit dem Eindringen von Leukocyten in das Ei ist auch die Einleitung destructiver Vorgänge innerhalb desselben gegeben.

Es handelt sich hierbei aber um einen ganz normalen physiologischen und, wie es scheint, an die Reifezeit der Eier im Eierstock oft direct sich anschliessenden Process, insofern sich der Organismus zu den von ihm erzeugten Keimproducten, sobald sie nicht zur rechten Zeit aus ihm ausscheiden, wie zu Fremdkörpern verhält, welche für die Zellen ihrer Umgebung das Object der Zerstörung werden. Die erste Rolle

bei jenen Vorgängen spielen die in der Umgebung des Follikels reichlich wuchernden Blutgefässe. Die in das Ei einwandernden Zellen sind mit der Aufnahme der Dotterplättchen und mit dem Erweichen derselben in ihrem Zellinnern betraut. Nach dieser Leistung gehen sie selbst zu Grunde, werden aufgelöst und im resorptionsfähigen Zustande gemeinsam mit dem erweichten Dottermateriale höchst wahrscheinlich aus dem Ei entfernt. Auf diese Weise schrumpft die Eizelle nach und nach ein und ist nur noch am Besitze der am schwersten resorbirbaren Stoffe, Pigment und Dottermassen, zu erkennen. Stets wird durch das Absterben des Ovulum der ganze Eifollikel in Mitleidenschaft gezogen (Ruge). Der eben geschilderte Rückbildungsprocess spielt sich bei sämmtlichen Vertebraten, soweit dieselben darauf untersucht sind, in derselben typischen Weise ab.

Indem die Granulosazellen immer weiter wuchern, bilden sie bald eine mehrschichtige Lage um das Urei und lassen zwischen sich einen Spaltraum entstehen, der von einer, von den Zellen abgeschiedenen Flüssigkeit, dem Liquor folliculi, erfüllt wird (Fig. 352 *S*, *Lf*).

Durch die Vermehrung des letzteren wird der Follikel immer weiter ausgedehnt, und die Granulosazellen liegen nun theils an der Peripherie (Membrana granulosa), theils springen sie, zu einem Hügel (Discus proligerus) angeordnet, weit ins Follikellumen vor.

Im Innern dieses Hügels liegt wohlgeborgen das Ei mit seinem Keimbläschen und Keimfleck (Fig. 352 *Ei*, *K*). Es wird von der zart gestreiften Membrana pellucida (*Mp*) umhüllt und steht so in Anbetracht des Liquor folliculi unter sehr guten Ernährungsbedingungen. Die Streifung der Membrana pellucida beruht auf der Anwesenheit geformter Intercellularstructuren, welche brückenartig die Oberfläche der Eizelle mit den Zellnetzen des Follikelepithels verbinden. Es handelt sich also, wie dies auch anderwärts zwischen Epithelien beobachtet wird, um richtige Protoplasmaverbindungen zwischen dem Ei selbst und den von den Follikelzellen in der Richtung gegen das Ei auswachsenden, verzweigten und so ein verwickeltes Netzwerk bildenden Fortsätzen (Flemming, Retzius).

Fig. 352. Entwicklung der Graaf'schen Follikel bei Säugethieren. *KE* Keimepithel, *Ps* Sexualstränge, *So* Stroma ovarii. Letzteres ist von Gefässen *g*, *g* durchzogen, *U*, *U* Ureier, *S* Spaltraum zwischen Granulosazellen (*G*) und Urei, *Lf* Liquor folliculi, *D* Discus proligerus, *Ei* Fertiges Ei mit seinem Keimbläschen und Keimfleck (*K*), *Mp* Membrana pellucida, *Tf* Theca folliculi, *Mg* Membrana granulosa.

Rings um den Follikel liegt eine reich vascularisirte, aus bindegewebigen und glatten Muskelfasern bestehende Kapsel (Theca folliculi *Tf*).

Die eben beschriebenen, prall gefüllten Follikel treten, wenn sie

die nöthige Reife erreicht haben, an die freie Oberfläche des Ovariums, platzen und entleeren ihren Inhalt in die Bauchhöhle. Hier wird das Ei von dem Flüssigkeitsstrom erfasst, welcher durch die auf den Tuben-Fimbrien, zumal auf der Fimbria ovarica stehenden Flimmerzellen erzeugt wird, und gelangt so in die Tuben.

Durch das Platzen des Follikels reissen die Gefässe der Theca ein, und es entsteht ein Bluterguss in die leere Follikelhöhle. Ringsherum bildet sich ein vom Follikelepithel ausgehender Zellbelag, und indem es im weiteren Fortschreiten dieses Involutionsprocesses zur Fettablagerung kommt, entsteht ein sogenanntes Corpus luteum[1]).

Das männliche Geschlecht.

Im Gegensatz zum Nebenhoden (Epididymis), an dessen Aufbau sich, wie schon früher erwähnt, die Drüsenschläuche der Urniere in hervorragender Weise betheiligen, ist, wie es scheint, eine solche Betheiligung an der eigentlichen männlichen Geschlechtsdrüse, dem **Hoden** (Orchis, Testis, Didymis), auszuschliessen. Alle principiell wichtigen, epithelialen Elemente des Hodens stammen, wie diejenigen des Ovariums, vom Cölomepithel. Zwischen ihnen dringt embryonales Bindegewebe ein, welches aus dem Stroma der Urniere stammt, und dieses, zusammt den Blutgefässen, zerlegt das Hodeninnere bei verschiedenen Wirbelthiergruppen in sehr verschiedener Weise. Es kommt zur Bildung von Scheidewänden (Septula), welche von jener Stelle aus einstrahlen, wo sich bei höheren Wirbelthieren der Hilus, das Rete testis, die Vasa efferentia und der Nebenhoden befinden. Gleichzeitig beginnt die Bildung der Samencanälchen (Canaliculi seminiferi). Dies geschieht dadurch, dass die im Hodenparenchym liegenden peritonealen Zellnester und Zellstränge durch Auseinanderweichen ihrer beharrlich sich theilenden Zellen, und unter gleichzeitigem Untergang centraler Zellen, allmählich ein Lumen erhalten.

Die Wandung der so sich bildenden Hodencanälchen wird durch zwei Arten von Zellen gebildet, welche beide dem Keim-(Cölom-) Epithel entstammen und die man als Stützzellen („Fusszellen" des functionirenden, geschlechtsreifen Hodens) und als eigentliche Hodenzellen bezeichnet. Erstere sind kleiner und mehr cylindrisch als die grösseren, rundlichen Hodenzellen. Beide liegen regellos durcheinander, oft mehrschichtig, und in diesem Fall liegen die Hodenzellen mehr central, gegen das Lumen zu, die Stützzellen mehr peripher. Rings um die Canälchen beginnt das Bindegewebe sich zur Membrana propria der Canälchen anzuordnen (Semon).

[1]) Neuere Arbeiten, wie vor Allem die von H. Riese (s. d. Literaturverzeichniss), weisen immer mehr auf den grossen Nervenreichthum des Ovariums hin. Die Nerven halten sich im Allgemeinen an den Lauf der Gefässe und zerfallen in motorische und trophische (sensible?). Namentlich werden die Capillaren aufs Engste von den zarten marklosen Fasern umsponnen, und es ist sicher, dass die meisten Nerven des Ovariums in der Wand der Gefässe endigen. Ein Theil der Nerven lässt sich bis in das Granulosa-Epithel der Follikel hinein verfolgen; ob sie aber hier ebenfalls an Capillaren geknüpft, oder ob sie lediglich für das Epithel bestimmt sind, lässt sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Wahrscheinlicher ist die letztere Annahme.

Sicher ist, dass Nerven zwischen den Granulosazellen der grössten Follikel verlaufen, und dass sie dabei mit ihren Endigungen den Zellen nur anliegen, ohne in sie hineinzudringen.

Was nun die **Samenbildung** betrifft, so scheint es keinem Zweifel mehr zu unterliegen, dass die **Spermatozoën** ausschliesslich in den grossen rundlichen Hodenzellen entstehen.

Die Bildung der männlichen Keimzellen (Samenzellen, Spermatozoën, Samenkörperchen) erfolgt in erster Linie durch einen Kerntheilungsprocess. Aus dem Kern geht der sogenannte Kopf, aus dem Nebenkern (Centrosoma), welcher sich mit dem Hauptkern der Samenzelle verbindet, das Mittelstück, und aus dem Protoplasma der Samenzelle endlich der fadenartige Anhang, der „Schwanz" des Spermatozoon hervor.

Was den Kopf der Spermatozoën betrifft, so stellt derselbe nicht einfach nur ein homogenes Stück Nucleïn dar, sondern besteht aus einem Vorder- und Hinterstück, welche beide deutlich voneinander abgegrenzt sind und welche in ihren gegenseitigen Volumverhältnissen bei verschiedenen Thieren wechseln. Jene beiden Stücke entsprechen höchst wahrscheinlich den beiden Kernhemisphären, in welche sich, wie Merkel zuerst dargethan hat, der Kern des Spermatocyts zu Anfang der Entwicklung des Samenkörpers sondert. Es erhält sich demnach diese spermatogenetisch so früh eingeleitete Differenzirung auch noch an dem völlig ausgereiften Gebilde in sehr bestimmter Weise.

Bei feinerer Analyse sieht man, wie das Hinterstück kuppenartig in einen entsprechenden Hohlraum des Vorderstücks hineinragt, und so von letzterem wie ein Kern von einer Schale rings umschlossen wird. Beide sind indessen fest miteinander verbunden. So kann man am Kopf der Säugethier-Spermatozoën eigentlich drei Theile unterscheiden, ein Vorderstück, ein Hinterstück und einen Innenkörper. Dazu kommt noch ein viertes Stück: die Kopfkappe, welche dem vorderen Theil des eigentlichen Kopfes aufsitzt. Sie ist nur bei ganz frischen Spermatozoën nachzuweisen, und hat das Aussehen eines sehr zarten dünnen Häutchens, welches vermuthlich allen Säugethieren zukommt (Ballowitz, Fürst).

Der schwanzartige Anhang des Samenkörperchens wurde früher für ein einheitliches Gebilde gehalten, neuere Untersuchungen aber haben das Irrige dieser Auffassung dargethan und gezeigt, dass jener Anhang aus zwei Fäden besteht, aus einem Achsenfaden und einem (protoplasmatischen) Spiralfaden. Letzterer kann den ersteren spiralig umwickeln. Der Achsenfaden kann wieder (Mammalia, Sauropsiden, Fische) in mehrere bezw. sehr viele, äusserst feine Elementarfibrillen zerfallen[1]), welche ursprünglich durch eine Kittmasse zusammengehalten werden. Am häufigsten existirt eine Spaltung des Achsenfadens in zwei Fibrillenbündel[2]). — Bei Urodelen ist der Achsenfaden streng einheitlich, d. h. nicht gefasert und deshalb unbeweglich; er liegt hier nach Ballowitz, welchem wir eine Reihe hervorragender Arbeiten über diese feinsten Verhältnisse der männlichen Keimzellen verdanken, von einer Hülle umgeben. Mit dieser hängt eine zarte, sogenannte undulirende Membran zusammen. Der freie Rand dieser Membran wird von einem

---

[1]) Dieser Nachweis einer fibrillären Structur der contractilen Spermatozoëngeissel legt den Gedanken nahe an eine Vergleichung mit dem Bau der stärkeren Flimmerhaare, wie er durch Engelmann bekannt geworden ist.

[2]) Bei Protopterus finden sich stets zwei vollkommen getrennte, schwanzartige Anhänge des rübenartig gestalteten Spermatozoonkopfes (W. N. Parker).

bestimmt abgegrenzten Randfaden gebildet und lässt vom Kopf gegen das Schwanzende fortschreitende seitliche Einbiegungen erkennen, kurz, jener Randfaden ist contractil, und damit stimmt auch wieder die Thatsache, dass derselbe in mehrere feine Fädchen der ganzen Länge nach zerlegt werden kann. Zu ähnlichen Ergebnissen bezüglich der Coincidenz einer fibrillären Structur mit Contractilität gelangte BALLOWITZ auch durch seine Untersuchungen an Wirbellosen. Aus Allem scheint hervorzugehen, dass der Achsenfaden der wesentlichste Bestandtheil der Geissel und der eigentliche Träger der Contractilität ist, und dass die fibrilläre Structur desselben im innigsten Zusammenhange mit dieser seiner Contractilität steht (E. BALLOWITZ).

Bevor ich mich nun zur Besprechung des Urogenitalapparates bei den einzelnen Wirbelthiergruppen wende, lasse ich hier noch die von SEMON durch die Entwicklungsgeschichte der Gymnophionen gewonnene Auffassung über die Phylogenese des Harn- und Geschlechtsapparates der Wirbelthiere folgen, ohne übrigens damit mein Einverständniss in allen einzelnen Punkten derselben ausdrücken zu wollen. Vieles davon erscheint mir noch sehr hypothetisch und bedarf weiterer Begründung, Manches halte ich auch geradezu für verfehlt (siehe die Urniere). Was speciell die Nebenniere betrifft, so werde ich am Schlusse dieses Capitels noch einmal darauf zurückkommen.

„Als ursprünglichen Zustand des Urogenitalsystems der Cranioten haben wir — sagt SEMON — demnach einen solchen anzusehen, in welchem Vorniere wie Keimfalte sich durch den ganzen Rumpf hindurch erstreckten. Die Vornierencanälchen[1]) mündeten in die unsegmentirte Leibeshöhle und nahmen die Kernproducte, die von einer eigenthümlich umgewandelten Epithelleiste derselben gebildet wurden, auf.

Als zweite Etappe können wir die Längsabschnürung des Leibeshöhlendivertikels bezeichnen, in welchen die Keimproducte entleert werden und die Vornierentrichter (Innentrichter) einmünden. Diese Abschnürung führt zur Bildung des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere. Demselben liegt das Keimepithel zunächst direct an; wenn er eine mehr retroperitoneale Lage erhält, wird aus der Anlagerung eine Verbindung durch unregelmässige, netzförmig anastomosirende Stränge (Keimdrüsennetz).

Die dritte Etappe endlich ist dadurch charakterisirt, dass sich von den Vornierencanälchen eine zweite dorsale Generation abspaltet: die Urnierencanälchen. Ebenso spaltet sich der MALPIGHI'sche Körper der Vorniere in einen ventralen und dorsalen Abschnitt. In den ersteren münden die Vornierencanälchen, in den letzteren die Urnierencanälchen ein. Beide Abschnitte communiciren zunächst noch miteinander und dienen gemeinschaftlich der Ausleitung des Keimdrüsensecretes. Indem sich aber an das Auftreten der dorsalen Generation von Excretionscanälen bald eine fortschreitende Rückbildung der ventralen und eine Umbildung des MALPIGHI'schen Körpers der letzteren in Nebenniere anschliesst, kann das Keimdrüsensecret nur noch durch die dorsalen, unverändert gebliebenen MALPIGHI'schen Körperchen, die der Urniere, abfliessen. Dieselben

---

[1]) „Die Vornierencanälchen waren zunächst wahrscheinlich nur die segmentalen Ausführgänge der segmentalen Keimdrüsen und wurden allmählich auch zu excretorischen Zwecken verwendet.“ (Vgl. auch die Auffassung von BOVERI, VAN WIJHE etc.)

zeichnen sich von dem ehemaligen MALPIGHI'schen Körper der Vorniere nur durch die schärfer durchgeführte Segmentation, den Zerfall in segmentale Theilstücke, aus. Das Excretionsorgan aller lebenden Cranioten erreicht in seinem ausgebildeten Zustand die dritte Etappe.

Die eben skizzirte, phylogenetische Entwicklung vollzieht sich dergestalt, dass die distalen Abschnitte des Systems stärker abgeändert werden als die proximalen. So unterbleibt bei Ichthyophis in Stadien, in welchen Vorniere und Urniere zugleich eine vollkommene Ausbildung ihrer typischen Bestandtheile zeigen, in den am meisten proximal gelegenen Theilen die Abspaltung der Urnierencanälchen von den Vornierencanälchen, und wir finden dort nur die letzteren.

In dem an diesen unmittelbar sich anschliessenden Abschnitt finden wir ausgebildete Vorniere mit ausgebildeter Urniere zusammen. Weiter nach abwärts (d. h. caudalwärts) endlich erfolgt dann die Rückbildung der Vorniere und die Umwandlung ihres MALPIGHI'schen Körpers in Nebenniere. Dieser Abschnitt repräsentirt also die letzte Etappe.

Das Verhalten der Keimdrüse in den verschiedenen phylogenetischen Zuständen lässt sich nicht so leicht demonstriren, da in den am meisten proximal gelegenen Theilen, wo sich nur Vorniere oder Urniere zusammen mit unveränderter Vorniere findet, die Keimdrüse secundär rückgebildet ist und überhaupt nicht mehr angelegt wird."

Von diesem Verhalten des bei Gymnophionenlarven noch relativ primitivsten Urogenitalsystems lassen sich die secundären Abänderungen in den verschiedenen Klassen der Cranioten ableiten. Zunächst schliessen sich an: die Selachier, dann die Ganoiden und Urodelen. Bedeutende Abänderungen zeigen die Anuren einer- und die Amnioten andererseits, die grössten aber finden sich bei den Cyclostomen und den Teleostiern, insofern es hier zu einer secundären Lösung beider Organsysteme, d. h. der Keimdrüse und der Niere, gekommen ist, ein Verhalten, das uns in der ganzen Craniotenreihe sonst nirgends mehr begegnet. Natürlich ist jene Lösung in beiden Gruppen unabhängig und in ganz verschiedener Weise erfolgt.

Urogenitalsystem beim Weibchen.

„Bedeutender als beim männlichen Geschlecht der meisten Cranioten sind die Veränderungen, die ganz allgemein das Urogenitalsystem beim weiblichen Thiere durchzumachen hat. Dass es sich um secundäre Veränderungen handelt, geht unmittelbar aus der Entwicklungsgeschichte hervor: das Keimdrüsennetz legt sich beim Weibchen an wie beim Männchen; es dient aber niemals zur Ausführung der weiblichen Keimstoffe, sondern wird in allen Klassen mehr oder weniger rückgebildet. Das Auftreten des Keimdrüsennetzes beim Weibchen kann man in zwei Weisen deuten. Entweder man nimmt an, dass in den Stammformen der Cranioten die weiblichen Keimstoffe in ganz derselben Weise wie die männlichen in den MALPIGHI'schen Körper entleert und durch Vornieren-, später durch Urnierencanälchen in den Vornierengang abgeleitet worden sind. Oder man nimmt an, dass von vornherein ein principieller Unterschied in der Herausleitung der männlichen und weiblichen Keimstoffe bestanden hat. Dann lässt sich das Keimdrüsennetz beim Weibchen entweder durch die Annahme eines Hermaphroditismus der Stammeltern der Cranioten oder aber als ein männlicher Sexualcharakter erklären, der secundär vom

männlichen Geschlecht auf das weibliche übertragen worden ist, wie z. B. umgekehrt bei Säugethieren die Milchdrüsen vom weiblichen Geschlecht auf das männliche (Semon).

Es ist wohl anzunehmen, dass ursprünglich die weiblichen Keimstoffe ganz wie die männlichen in das Leibeshöhlendivertikel entleert wurden, in das sich die Vornierentrichter öffnen. Die Vornierencanäle dienten wahrscheinlich anfangs ganz ebenso als die Ausführungsgänge der weiblichen wie der männlichen Keimstoffe. Erst secundär, wahrscheinlich verursacht durch das Grösserwerden der Eier, ging die Function der Ausleitung der Eier auf ein besonderes Vornierencanälchen über, das sich ganz dieser Function hingiebt und die Eier direct in den Vornierengang, eventuell in ein Spaltproduct desselben, den Müller'schen Gang, leitet."

Bei den Ganoiden dient der Vornierengang noch gleichzeitig als Eileiter, bei Selachiern[1]) und vielen Amphibien spaltet sich der Eileiter entweder direct vom Vornierengang ab oder geht als zunächst solider Strang aus einem Theil seiner Wandung hervor. Bei Coecilien und Amnioten geht er aus einer Peritonealwucherung hervor. Da experimentell festgestellt ist, dass die Wasserausscheidung sowie diejenige der anorganischen Salze im ganzen Wirbelthierreich an die Malpighi'schen Körper geknüpft ist, so lässt sich in ihrer allmählich (gegen die Amnioten hin) immer mehr sich steigernden Emancipation vom Cölom eine Arbeitstheilung erblicken, d. h. das ursprünglich der ganzen Cölomwand zukommende Geschäft der Wasserausscheidung wird mehr und mehr das Monopol der Malpighi'schen Körper. Allein der Ausschluss der übrigen Leibeshöhle von dieser Function geschieht nur sehr allmählich, insofern das aus dem Blut in die Leibeshöhle transsudirende Wasser durch die offenen Peritonealtrichter bei Amphibien, Selachiern dauernd, bei Reptilien (allen Amnioten?) in der Embryonalzeit wenigstens noch fortbefördert werden kann. Der allmählich sich vollziehende Ausschluss documentirt sich dadurch, dass sich secundär die Aussentrichter rückbilden, bezw. gar nicht mehr anlegen; so sind sie z. B. noch gar nicht nachgewiesen bei den Vornieren der Teleostier, Urodelen und Anuren, an den Urnieren der Cyclostomen, Ganoiden, Teleostier und den meisten Amnioten. Dass der Verlust derselben ein secundärer ist, wird am schlagendsten durch Acipenser bewiesen, an dessen Urniere die sich anlegenden Aussentrichter nachträglich wieder rückgebildet werden. An jene Rückbildung der Aussentrichter der betr. Urnieren knüpft sich bei den oben erwähnten Vertebraten auch der Verlust der Wimperung im ausgebildeten Zustand. Sie wird physiologisch unnöthig, da die Bewegung der Flüssigkeit jetzt durch den Secretionsdruck erfolgt.

Da die Entwicklungsgeschichte mit Sicherheit darauf hinweist (auch Amphioxus spricht dafür!), dass das Cölom der Cranioten ursprünglich weiter nach vorne gereicht hat, als dies heutzutage der Fall ist, so ist es sehr wahrscheinlich, dass die Abwesenheit der Harn- und Geschlechtsorgane im Kiemenbereich auf eine secundäre Rückbildung zurückzuführen ist.

---

[1]) Ich verweise hinsichtlich der Beziehungen des Ostium abdominale tubae zu den Vornierentrichtern auf die pag. 541 mitgetheilte Auffassung Balfour's, Sedgwick's und van Wijhe's.

Harnorgane.

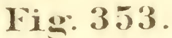
Fische.

In neuester Zeit hat BOVERI beim **Amphioxus** streng segmental angeordnete, zu dem System der Kiemengefässe in wichtiger Beziehung stehende Canälchen nachgewiesen, welche eine wechselnde Zahl von Seitensprossen besitzen und in jenem unsegmentirten Leibesabschnitt liegen, welcher sich dorsalwärts von den Kiemenspalten zwischen der Darmwand, der Rumpfmuskulatur und der dorsalen Wand des Peribranchialraumes hinzieht. Jedes von Wimperepithel ausgekleidete Canälchen beginnt im Cölom mit mehreren Oeffnungen („Trichtern") und mündet mit je einer, genau branchiomer angeordneten Oeffnung im Peribranchialraum aus. Im Ganzen mögen jederseits über 90, also auf beiden Seiten zusammen etwa 180 solche Canälchen vorhanden sein. Dieselben erstrecken sich über den gesammten Kiemendarm von seinem Vorder- bis zu seinem Hinterende, sie reichen aber nirgends darüber hinaus.

Diesen ganzen Apparat fasst BOVERI als einen der Vorniere der Cranioten entsprechenden Apparat auf und erblickt im halben Peribranchialraum des Amphioxus ein — wenn auch nicht completes — Homologen des (ursprünglichen) Vornierenganges der Cranioten. Hinsichtlich der feineren histologischen Verhältnisse, wie namentlich der merkwürdigen „Fadenzellen" sowie hinsichtlich der für letztere von BOVERI behaupteten Beziehungen zu gewissen Bildungen niederer Cranioten (Selachierembryonen) muss ich auf die Originalarbeit verweisen. — Dass es sich bei den Segmentalröhrchen des Amphioxus in der That um Harncanälchen handelt, beweist nach BOVERI nicht nur ihr anatomisches, sondern auch ihr physiologisch-chemisches Verhalten (Beziehungen zum Blutsystem, Versuche mit Indigcarmin). Leider ist über die Entwicklung derselben nichts bekannt; es kann sich dabei aber wohl nur um eine Entstehung aus dem parietalen Blatt des Mesoblasts handeln. Bei erwachsenen Thieren bieten dieselben so primitive Verhältnisse dar, dass man nur an eine Parallele mit sehr frühen Entwicklungsstadien der Cranioten denken kann (Fig. 353 A, B). Die Uebereinstimmung wird um so deutlicher, wenn man mit BOVERI die Genitalkammern mit der sich anschliessenden Mesodermlamelle den Urnierenblindsäcken der Cranioten als homolog betrachtet. Wenn man aber auch diese Homologie nicht annimmt, so muss man gleichwohl anerkennen, dass die Urnierencanälchen eine Neuerwerbung der Cranioten sind, dass sich also für ihre ersten Anlagen beim Amphioxus keine Homologa finden.

Auch beim Amphioxus entspricht die Zahl der zuerst auftretenden Segmentalröhrchen der Zahl der Myotome, erst später rücken die Canälchen zusammen und erhalten eine branchiomere Anordnung. Die Nierencanälchen des Amphioxus liegen — und das ist den Cranioten gegenüber eine auffallende Erscheinung — in äusserst charakteristischen Beziehungen zum Kiemendarm, d. h. sie sind ganz auf diesen beschränkt, während sie bei Cranioten überall caudalwärts davon getroffen werden. Diesen scheinbaren Gegensatz beseitigt BOVERI durch die auch von mir und Andern gemachte Annahme, dass die grosse Kiemenspaltenzahl des Amphioxus das Primäre und der Zustand der Cranioten aus dem Verschwinden des grössten hinteren Theiles dieser zahlreichen Spalten zu erklären ist. Mit anderen Worten: jener hintere grosse Kiemen-

spaltenabschnitt des Amphioxuskörpers wird, wie dies bereits VAN WIJHE ausgesprochen hat, zum Vorderrumpf der übrigen Fische, und nur der vorderste Theil des Amphioxuskörpers, soweit die Kiemenspalten persistiren, entspricht dem Kopf der Cranioten, d. h. also: in der Kiemenregion des Amphioxus steckt noch undifferenzirt der Kopf- und der vordere Rumpfabschnitt der Cranioten.



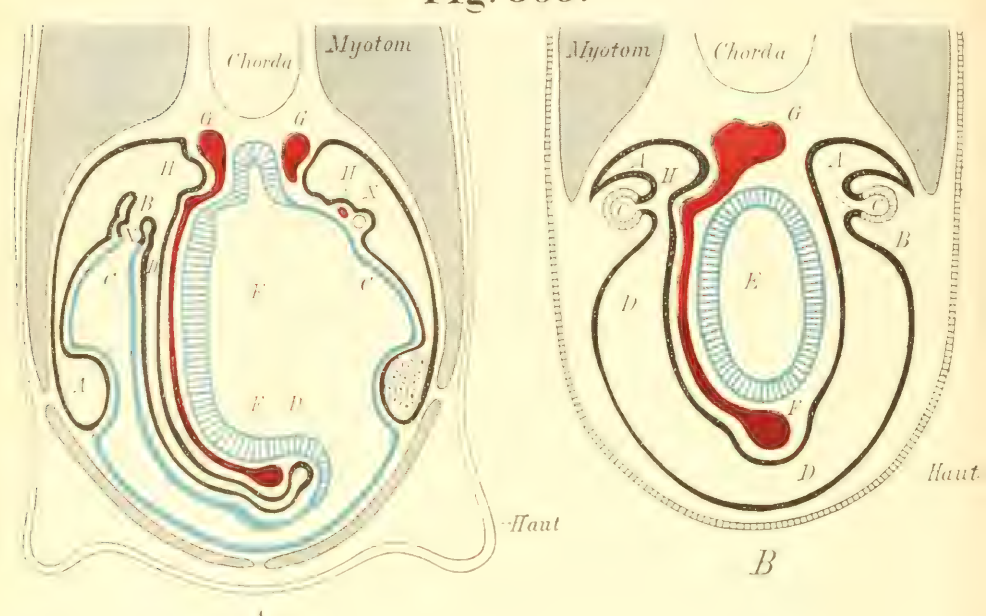


Fig. 353. A Schematischer Querschnitt durch die Kiemenregion des ausgewachsenen Amphioxus. Rechts ist eine Kiemenspalte getroffen; dementsprechend zeigt die linke Seite von dem Nierencanälchen (*X*) sowohl die peribranchiale als auch eine peritoneale Mündung, die rechte den quergetroffenen, nach vorn ziehenden Schenkel. *A* Genitalkammer. *B* peritoneale Mündung des Nierencanälchens *X*. *C* Peribranchialraum. *D* Leibeshöhle. *E* Darmlumen. *F* Subbranchialgefäss. *G* Aorta, die der linken Seite durch ein Kiemengefäss mit dem Subbranchialgefäss verbunden. *H* excretorischer Abschnitt der Kiemengefässe. B Schematischer Querschnitt durch einen Selachierembryo; links Vornierenregion, rechts Urnierenregion. *A* blindgeschlossene Anlage des Urnierencanälchens (die punktirten Linien rechts deuten die spätere Eröffnung in den Urnierengang an). *B* peritoneale Mündung des Vornierencanälchens. *C* Vor- bezw. Urnierengang. *D* Leibeshöhle. *E* Darmlumen. *F* Subintestinalvene. *G* Aorta, linkerseits durch ein P. MAYER'sches Darmgefäss mit der Subintestinalvene verbunden. *H* excretorischer Abschnitt des P. MAYER'schen Gefässes. Beide Figuren sind ausgeführt mit Zugrundelegung BOVERI'scher Abbildungen.

Von welcher Tragweite diese Erkenntniss für andere Homologiebestimmungen, wie überhaupt für das ganze Problem des Amphioxuskopfes ist, brauche ich nicht erst hervorzuheben.

Auf Grund dieser Auffassung kann es nicht zweifelhaft sein, dass die Vornierencanälchen in jenem vordersten Rumpfabschnitt der Cranioten einstmals in den Bereich der nunmehr rückgebildeten Kiemenspalten gefallen sind. Die

Hauptstütze aber erhält diese Annahme durch die von P. Mayer und Rückert an Selachierembryonen nachgewiesenen, zu den Vornierencanälchen in Beziehung stehenden, segmentalen Quergefässe, wodurch die Subintestinalvene auf eine gewisse Strecke unter Glomerulusbildung mit der Aorta in Verbindung tritt. Die Homologie mit den Kiemengefässen des Amphioxus liegt klar zu Tage: hier wie dort handelt es sich um dieselben Beziehungen zu den Nieren- bezw. Vornierencanälchen.

Was nun die (wenn auch nicht complete) Homologisirung des (ursprünglichen) Vornierenganges der Cranioten mit dem halben Peribranchialraum des Amphioxus anbelangt, so ist dieselbe, wie Boveri meint, nicht ohne Weiteres von der Hand zu weisen, „denn wenn die Vornierencanälchen der Cranioten den Nierencanälchen des Amphioxus homolog sind, so ist es gewiss einigermassen wahrscheinlich, dass auch der Gang, in den die ersteren münden, aus dem Raum, in welchen sich die letzteren eröffnen, entstanden ist." Für diese Auffassung spricht auch die in der Einleitung zu diesem Capitel besprochene, frühzeitig erfolgende Verschmelzung resp. Verlöthung der Craniotenvorniere mit dem Ektoderm, woraus auf eine einstmalige Ausmündung der Vornierencanälchen am Ektoblast geschlossen werden kann. Bezüglich des von Boveri beigebrachten, umfangreichen und in geistvoller Weise verarbeiteten Beweismateriales muss auf die Originalarbeit verwiesen werden, und ich will nur noch Folgendes bemerken: Dass die ektoblastische Anlage des Vornierenganges der Cranioten die primäre ist, erscheint mir, wie früher schon betont wurde, zweifellos, und zwar nehme ich dieselbe mit Boveri nicht nur für den proximalen, sondern auch für den distalen Abschnitt desselben in Anspruch; ob aber der unpaare, ursprünglich ventral entstehende, verhältnissmässig sehr voluminöse Peribranchialraum des Amphioxus wirklich als Vorstufe des Cranioten-Vornierenganges zu betrachten ist, erscheint mir doch noch als eine offene Frage. Immerhin ist zu bedenken, dass der Peribranchialraum des Amphioxus bei seiner, mit einer Verkleinerung seines Volumens verbundenen Umwandlung in einen Vornierengang nur eine seiner Functionen, nämlich die Ableitung des Athemwassers, aufzugeben braucht, während seine übrigen Functionen als Harnleiter und Ausführungsgang der Geschlechtsproducte von den Cranioten mit übernommen würden.

Die **Cyclostomen**[1]) besitzen eine die Larvenzeit noch überdauernde Vorniere, d. h. letztere findet sich auch noch bei jungen Thieren, besitzt 3—4 Trichter und functionirt während dieser Zeit als einzige Harndrüse. Bei älteren Thieren wird sie rudimentär, und die Urniere übernimmt ihre physiologische Rolle. Der Zwischenraum zwischen Vor- und Urniere wird von einem Fettkörper eingenommen. Beziehungen der Urniere zum Generationssystem existiren bei den Cyclostomen nicht. Wahrscheinlich besitzt der Urnierengang eine excretorische Function. Eier und Samen werden durch die Pori abdominales entleert.

Bei den **Teleostiern** hat die Vorniere [nach Emery soll Fier-

---

[1]) Nach den Befunden A. Dohrn's besteht bei Ammocoetes eine Cloake, d. h. die Nierengänge münden in den Afterdarm. Es handelt sich also hier um eine Uro-Analspalte, während bei der Verwandlung in Petromyzon eine Anal- und eine Urogenitalspalte auftritt.

aster eine Ausnahme machen (?)] nur eine vorübergehende Bedeutung, insofern die Urniere das bleibende Excretionsorgan darstellt. Sie liegt zwischen Wirbelsäule und Schwimmblase und stellt ein langes, schmales Band von wechselnder Ausdehnung dar. Secundäre Verwachsungen zwischen den Organen beider Seiten sind nicht selten.

Der Harnleiter ist im Sinne eines primären Urnierenganges zu deuten und kann mehr oder weniger frei, oder auch ins Nierenparenchym eingebettet liegen. Nach hinten zu fliessen die Harnleiter in der Regel zusammen und blähen sich zu einer Art von Harnblase auf, die aber selbstverständlich mit dem gleichnamigen, früher schon geschilderten Organ der Amphibien und Amnioten nichts zu schaffen hat. Das Endrohr der Blase mündet meistens hinter dem After[1]), entweder getrennt für sich oder zusammen mit den Geschlechtsgängen, in einem Porus oder auf einer Papilla uro-genitalis aus[2]).

Von einer Abgliederung des primären Urnierenganges in einen secundären Urnieren- sowie in einen Müller'schen Gang ist bei Teleostiern nichts nachzuweisen, wohl aber ist dies, wie früher schon erwähnt, bei **Selachiern** der Fall. Der vordere Abschnitt der Urniere setzt sich beim Selachiermännchen mit der Geschlechtsdrüse in Verbindung und entsendet seine Canälchen in den secundären Urnierengang, der hintere Urnierenabschnitt dagegen, als reines Harnsystem persistirend, entleert sein Secret durch Vermittlung von besonderen Canälen in den secundären Urnierengang, welcher zugleich als Harn- und Samenleiter fungirt. Beim Weibchen steht die Geschlechtsdrüse in gar keiner Beziehung zum secundären Urnierengang, und die Eier werden durch den Müller'schen Gang entleert. (Zur genaueren Orientirung über diese Verhältnisse verweise ich auf die das Urogenitalsystem der Urodelen darstellende Figur 356 A, B.)

Die Niere (Urniere) besteht, wie oben schon angedeutet, bei Selachiern in der Regel aus einem schlankeren vorderen und einem breiteren hinteren und mittleren Abschnitt. Sie kann zahlreichen individuellen Form- und Grösseschwankungen, wobei auch zuweilen eine asymmetrische Entwicklung (Raja clavata nach Howes) eine Rolle spielt, unterliegen. Es handelt sich dabei, wie es scheint, um gewisse Anpassungsverhältnisse an andere Eingeweide, Tractus intest. etc. Häufig weist der eingekerbte Aussenrand auf eine ursprünglich segmentale Anlage des Organes hin, und damit stimmt auch die metamere Anordnung der fötalen Nephrostomen überein. Später verwischt sich der segmentale Charakter, indem die Nierentrichter bei erwachsenen Thieren ausnahmslos in viel geringerer Zahl vorhanden sind, als die auf die Leibeshöhle entfallenden Wirbel. Dabei unterliegen die Trichter vielen Zahl- und Grösseschwankungen, je nach verschiedenen Gattungen, oder sogar nach verschiedenen Individuen[3]).

[1]) Dieses Gesetz erleidet dadurch eine Ausnahme, dass bei einigen Symbranchii, manchen Plectognathi und den Pediculati Harn- und Geschlechtsöffnung schon in die hintere Wand des Enddarmes einmünden (Hyrtl).

[2]) Nach den Untersuchungen von J. List findet sich bei den Embryonen der Labriden eine gewisse Zeit hindurch ein gemeinsamer Ausführungsgang der Harnblase und des Darmcanales, welcher später durch getrennte, hintereinander liegende Ausführungsgänge ersetzt wird.

[3]) Zeitlebens finden sich Nephrostomen bei Squatina, Acanthias, Spinax, Centrophorus, Scymnus, Hexanchus, Pristiurus, Scyllium und Chiloscyllium. (Vgl. C. Semper.)

Was das Harnsystem der **Ganoiden** betrifft, so scheinen hier bei Sturionen manche Anklänge an die Verhältnisse der Selachier zu bestehen, allein zur Feststellung des genaueren Thatbestandes sind noch weitere Untersuchungen nöthig. Bei den Sturionen dürfen wir Uebergänge zum Harnsystem der Teleostier und Dipnoër erwarten. Ueber alles Weitere vergl. den Geschlechtsapparat.

Dipnoër.

Bei den Dipnoërn, so z. B. bei Protopterus, liegen die Nieren (Urnieren) als lange, im Querschnitt platt-ovale Organe seitlich von der Wirbelsäule. Sie beginnen etwas vor der Rumpfmitte fein zugespitzt und verbreitern sich allmählich nach rückwärts. Ihre Aussenränder sind glatt. In ihrer Umgebung, namentlich lateralwärts, findet sich ein Mantel von Lymph- und Fettgewebe, welches über die Mittellinie herüber mehrfache Verbindungsbrücken erzeugt und caudalwärts zu einer, pflockartig in das hinterste Cölomende sich einkeilenden Masse zusammenfliesst. Nephrostomen fehlen bei ausgebildeten Thieren spurlos. Die Ausführungsgänge werden durch die Urnierengänge repräsentirt; es lässt sich aber vor der Hand nicht mit Sicherheit entscheiden, ob es sich dabei um primäre oder secundäre Urnierengänge handelt, d. h. ob dabei, wie ich dies in der Einleitung für die Selachier und Amphibien ausgeführt habe, eine Abspaltung eines Müller'schen Ganges anzunehmen ist oder nicht. Die Gänge öffnen sich bei beiden Geschlechtern dicht hinter den Mündungen der Geschlechtsgänge durch zwei schlitzartige Oeffnungen in die Cloake (vgl. Fig. 363).

Die „Harnblase“, welche sich zwischen Rectum und Urogenitalcanälen in die Cloake öffnet, ist auf Grund ihrer dorsalen Lage zum Rectum viel eher mit der sogenannten Rectaldrüse (Processus digitiformis) der Selachier, als mit der Harnblase der Amphibien zu vergleichen (W. N. Parker).

Amphibien.

Die ursprünglichsten Verhältnisse treffen wir unter den Amphibien bei den Gymnophionen, wo die Nieren (Fig. 354, 355 zwischen *Mg* und bei *Ni*) in Form eines langen, schmalen, varicösen Bandes in der Regel vom Herzen bis zum Vorderende der oft langgestreckten Cloake reichen. Bei genauerem Studium ergiebt sich, dass sie aus einzelnen, in embryonaler Zeit rein segmental (d. h. im Sinne der Gliederung der Stammzone des Körpers) angelegten Knäueln bestehen, an denen man je ein Malpighi'sches Körperchen, einen Peritonealtrichter oder ein Nephrostom, sowie einen Ausführungsgang unterscheiden kann (Fig. 355).

Bei erwachsenen Thieren persistirt dieses Verhalten zuweilen im vordersten Nierenabschnitt, während im übrigen Organ durch secundäre Wachsthumsvorgänge später bis zu 20 Trichter in einem einzigen Leibessegment getroffen werden. Die Gesammtzahl der Nephrostomen in jeder Niere mag an tausend oder mehr betragen. (J. W. Spengel.)

Was den Sammelgang, sowie die Beziehungen des ganzen übrigen Nierensystems zu den Urogenitalorganen betrifft, so stimmen die Gymnophionen mit den übrigen Amphibien principiell überein, und wir

dürfen hier, worauf ich schon öfters hingewiesen habe, Anknüpfungen an die Selachier erwarten. (Vgl. die Mittheilungen von SEMON.)

Die Nieren der Urodelen[1]) und Anuren liegen, wie überall, dorsalwärts in der Leibeshöhle, dort mehr bandartig in die Länge gestreckt, hier mehr gedrungen, kürzer und in ihrer Ausdehnung auf die mittlere Rumpfgegend beschränkt.

Bei den Urodelen zerfallen die Nieren stets in einen vorderen, schlankeren, und in einen hinteren, compacteren Abschnitt. Letzterer

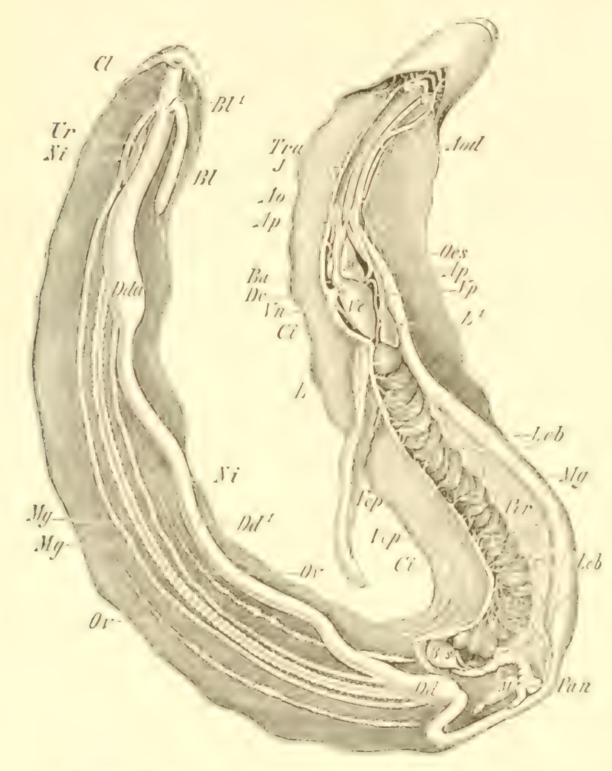


Fig. 354. Der gesammte Situs viscerum von Siphonops annulatus (♀). Die Körperdecken sind in der ventralen Mittellinie geschlitzt und nach beiden Seiten auseinandergelegt. Tractus intestinalis: *Oes* Oesophagus, *Mg* Magen, *Dd*, *Dd*¹ Mitteldarm, *Dda* Enddarm, *Cl* Cloake, *Bl*, *Bl*¹ der vordere grössere und der hintere kleinere Zipfel der Harnblase, *Leb* Leber, *Bls* Gallenblase, *Pan* Pankreas, *M* Milz, *Per* Peritoneum (Ligamentum gastro-hepaticum. Urogenitalorgane: *Ov*, *Ov* Ovarien, *Mg*, *Mg* MÜLLER'sche Gänge (Oviducte), *Ni*, *Ni* Niere, *Ur* Ureter. Respirationssystem: *L* Rechte, wohl ausgebildete —, *L*¹ linke, rudimentäre Lunge, *Tra* Trachea. Circulationssystem: *Ve* und *A* Ventrikel und Atrium des Herzens, *B* Conus arteriosus, *Ao* Aorta ascendens der rechten Seite; die der linken Seite ist nicht besonders bezeichnet, *Aod* Aorta descendens der linken Seite, *Ap Ap* Arteria pulmonalis, *Vp* Vena pulmonalis, *Vn* Vene, welche das Blut aus dem Urogenitalsystem, aus der Muskulatur des Rückens und aus dem Wirbelcanal zum Herzen führt, *J* Vena jugularis, *Ci* Vena cava inferior, *Dc* Ductus Cuvieri, *Vep*, *Vep* Vena portarum.

fungirt nur als Harndrüse (Fig. 356 *N*), und wird als **Beckenniere** bezeichnet, der vordere Abschnitt dagegen stellt den Geschlechtsabschnitt der Niere oder schlechtweg die **Geschlechtsniere** vor. Dies beruht darauf, dass sich vom Hoden aus samenführende Canälchen

[1]) Während nach FÜRBRINGER die erste Anlage der Urniere bei Salamandra ganz dysmetamer erfolgen soll, legt sich dieselbe nach FIELD bei Amphiuma streng metamer an, indem hier, ganz ähnlich wie bei Gymnophionen, auf jedes Segment ein einziges Urnierencanälchen entfällt. Daraus ist zu entnehmen, dass der bisher beobachtete, abweichende Zustand der Niere in der Klasse der Amphibien rein secundärer Natur ist, und dass man aus der weiteren Verfolgung der Entwicklungsgeschichte der Amphiumaniere zweifelsohne Aufschluss darüber erwarten kann, wie die Dysmetamerie bei Amphibien überhaupt entsteht.

(Fig. 356 A *Ho Ve Ve*), sogenannte Vasa efferentia, entweder direct oder nach vorheriger Bildung eines Sammelganges (†) in das Nierenparenchym einsenken, wo sie in die Harncanälchen einmünden. Diese werden also von dem betreffenden Punkte an, so gut wie der gesammte, am Vorderende der Niere beginnende Harnsamenleiter, von Harn und Samen durchflossen (Fig. 356 A *lg*, *a*). Die Hinterenden der beiden Gänge münden, nachdem sie bei männlichen Urodelen zuvor noch aus der Beckenniere sehr lange Sammelcanäle aufgenommen haben, bei Urodelen und Anuren jedes für sich, und auch von den Geschlechtsgängen getrennt, in die Cloake aus[1]).

Bei Anuren ziehen die Gänge, der Lage der Niere entsprechend, auf eine grössere Strecke frei durch den Leibesraum dahin und zeigen beim männlichen Geschlecht eine während der Brunstzeit als Samenbehälter dienende, blasenartige Erweiterung („Samenblase") [2]).

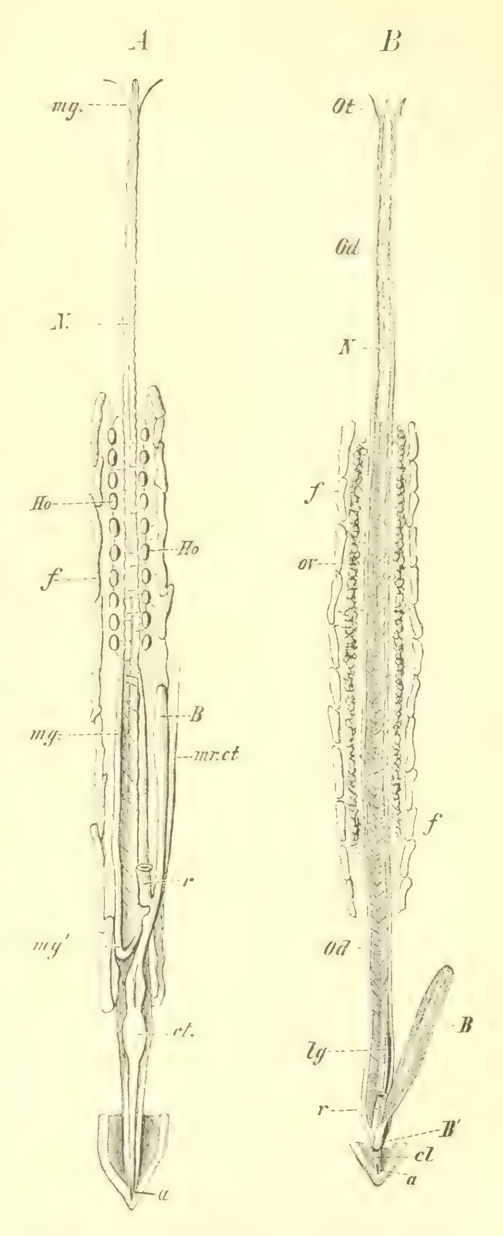


Fig. 355. Das männliche (**A**) und weibliche (**B**) Urogenitalsystem von Epicrium glutinosum. Nach J. W. SPENGEL. *N*, *N* Niere, *mg*, *mg*[1] der MÜLLER'sche Gang des Männchens, welchem beim Weibchen der Oviduct *Od* entspricht, *Ot* Ostium tubae, *Ho* Hoden, *ov* Ovarium, *f*, *f* Fettkörper, *lg* Urnieren-Gang, *B*, *B* Harnblase, *ct*, *cl* Cloake, die sich bei *a* nach aussen öffnet, *mr.ct* Musculus retractor cloacae, *r* Rectum.

[1]) Wie M. HEIDENHAIN gezeigt hat, besitzt ein Theil der inneren Zellauskleidung der Harnleiter (Sammelröhren) und Harnsamenleiter) von Triton secretorische Functionen. Die betreffenden Drüsenelemente verhalten sich (wenigstens was die Harnleiter betrifft) den Beckendrüsenzellen vollkommen analog, ja man kann annehmen, dass die Harnleiterepithelien während der Brunstzeit (physiologisch gesprochen) in den Bereich der Beckendrüse hineinbezogen werden, um eine Vermehrung des secernirenden, specifischen Gesammtparenchyms zu erwirken. Von der Beckendrüse wird später noch weiter die Rede sein.

[2]) Bei Alytes (Weibchen) fliessen die Gänge an ihrem Hinterende zu einem kurzen, unpaaren Canal zusammen. Derselbe öffnet sich etwas weiter abwärts in die Cloake als die MÜLLER'schen Gänge.

Ihrer Ausmündung gegenüber liegt die häufig zweizipflige Harnblase, auf deren morphologische Bedeutung ich früher schon, im Capitel über den Darmcanal und über das Gefässsystem, hingewiesen habe.

Um noch einmal auf die Vorniere der Amphibien zurückzukommen, so will ich hier auf Grund der schönen Untersuchungen von H. Field bemerken, dass bei Rana die Nephrostomen im Bereich des 2., 3. und 4. Somiten hinter der Ohrkapsel liegen, bei Triton und Amblystoma im 1. und 2. Rumpfsomiten.

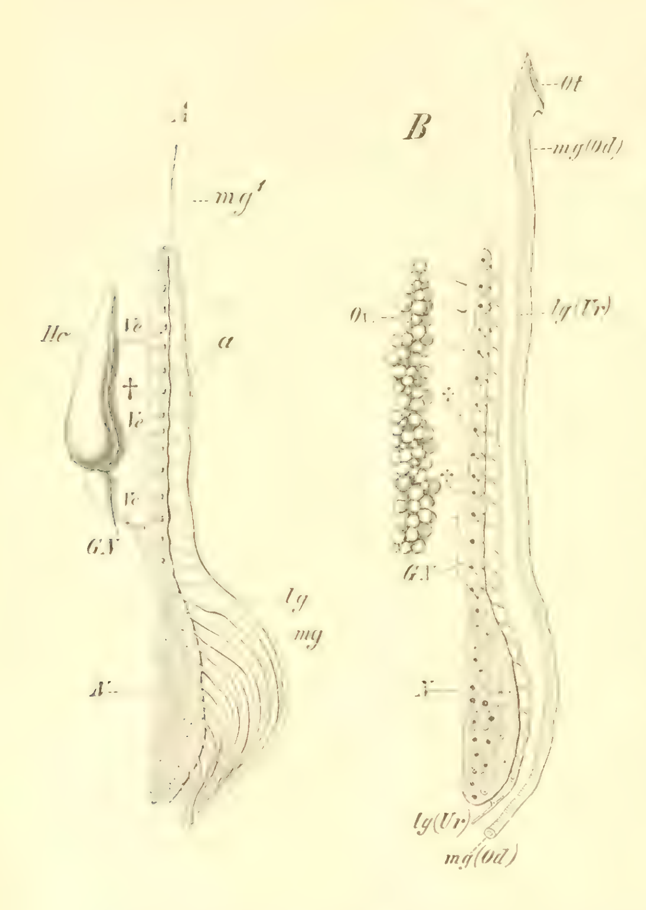


Fig. 356. Schema des Urogenitalsystems eines männlichen (**A**) und eines weiblichen (**B**) Urodelen, mit Zugrundelegung eines Präparates von Triton taeniatus. Nach J. W. Spengel. *Ho* Hoden, *Ve Ve* Vasa efferentia desselben, welche sich in einen Sammelgang † vereinigen, *a* Ausführgänge der Harncanälchen, welche sich in den Leydig'schen Gang *lg*, *lg* (Harnsamenleiter) einsenken; letzterer fungirt beim Weibchen (Fig. **B** bei *lg*) einzig und allein als Harnleiter (*Ur*). Das System der Vasa efferentia und ihres Sammelganges (*lg*) wird hier abortiv. *mg* *mg*¹ (*Od*) Müller'scher Gang, *Ot* Ostium desselben (Ostium tubae) beim Weibchen, *GN* Geschlechtsniere (Nebenhoden des Männchens), *N* eigentliche oder sogenannte Beckenniere.

Das erste und zweite Nephrostom von Amblystoma entsprechen dem zweiten und dritten von Rana und Bufo, und somit ist das gelegentlich bei Urodelen auftretende Rudiment eines dritten Nephrostoms bei Anuren nicht repräsentirt.

Andeutungen einer segmentalen Anlage des Urogenitalapparates finden sich bei erwachsenen Urodelen nur noch spurweise im Geschlechtsabschnitt der Niere; im Beckenabschnitt, sowie in der ganzen Niere der Anuren, welche ein mehr einheitliches, compactes oder doch nur wenig gelapptes, plattes Organ darstellt, ist sie verwischt. Hier wie dort aber erhalten sich die Nephrostomen in grosser Zahl

das ganze Leben hindurch an der vom Peritoneum überzogenen ventralen Nierenfläche[1]).

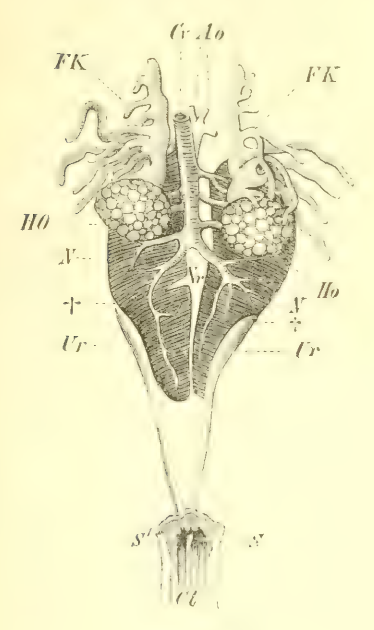


Fig. 357.

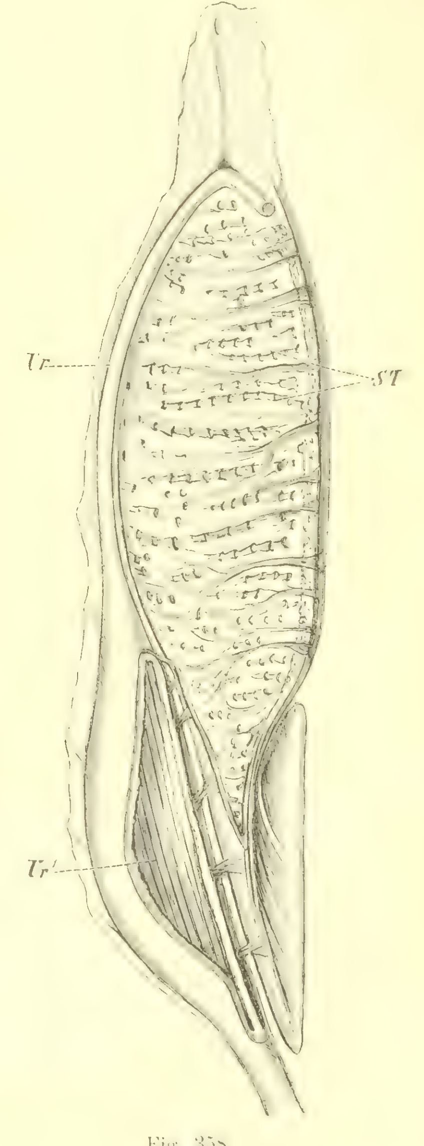


Fig. 358.

Fig. 357. Urogenitalapparat einer männlichen Rana esculenta. *N*, *N* Nieren, *Ur*, *Ur* Ureteren (LEYDIG'sche Gänge), welche bei † am lateralen Nierenrand hervortreten, *S*, S^1 ihre Ausmündung in die Cloake (*Cl*), *Ho*, *Ho* Hoden, *FK*, *FK* Fettkörper, *Cv* Vena cava inferior, *Ao* Aorta, *Vr* Venae revehentes des Nierenpfortaderkreislaufes.

Fig. 358. Niere mit Nephrostomen eines männlichen Discoglossus pictus. Flächenansicht nach J. W. SPENGEL. Man sieht auf der der Bauchhöhle zugekehrten, freien Fläche bei *ST* die Nephrostomen (Segmentaltrichter), *Ur* Ureter (LEYDIG'scher Gang), der sich bei Ur^1 zur sogenannten Samenblase erweitert.

Bei Anuren stehen die Nephrostomen nur in der Larvenperiode mit den Harncanälchen in offener Verbindung, später aber rücken sie von ihnen ab und münden in die Renalvenen (Vena cava posterior) ein. Durch

[1]) Bei den Anuren liegen die Geschlechtsdrüsen medial und ventral von der Niere; kopfwärts davon sitzt ein fingerartig gelappter Fettkörper (Fig. 357, *FK*, s. später).

diese Verschiebung stellt sich die Bauchhöhle der Anuren, wie diejenige der Amnioten, als ein Lymphraum heraus, insofern das vorher dem Körper verloren gehende peritoneale Transsudat nach Art der übrigen Lymphe dem Blutgefässsystem wieder zugeführt wird und so dem Organismus erhalten bleibt.

Reptilien und Vögel.

Bei den Sauropsiden — und das gilt auch für die Mammalia — emancipirt sich, wie früher schon erwähnt, die Urniere, soweit

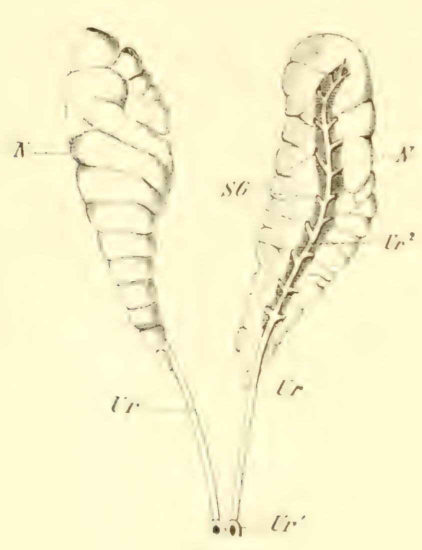


Fig. 359.

Fig. 359. Harnapparat von Monitor indicus. Die rechte Niere in natürlicher Lage, die linke um ihre Längsachse lateralwärts gedreht, sodass der Ureter und die Sammelgänge sichtbar werden. Die Harnblase ist weggelassen. *N*, *N* Niere, *SG* Sammelgänge, welche in den Ureter *Ur*[2]. *Ur* einmünden. *Ur*[1] Mündung des Ureters in die Cloake.

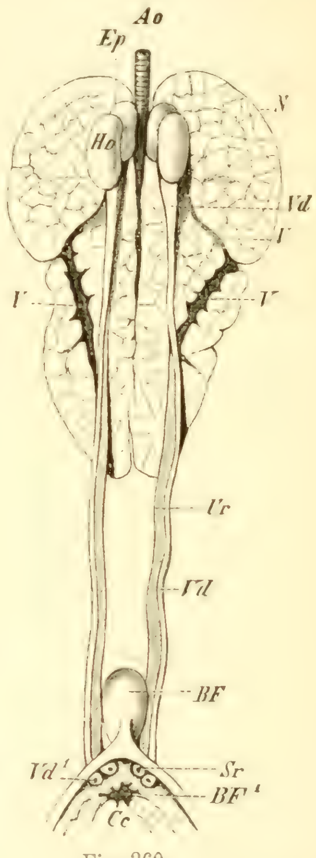


Fig. 360.

Fig. 360. Männlicher Urogenitalapparat von Ardea cinerea. *N* Niere, *Ur* Ureter, der bei *Sr* in die Cl. (*Cc*) mündet. Letztere ist aufgeschnitten. *Ho* Hoden, *Ep* Nebenhoden (Epididymis), *Vd* Vas deferens, welches bei *Vd*[1] auf einer Papille in die Cloake mündet, *BF* Bursa Fabricii, welche bei *BF*[1] ebenfalls in die Cloake mündet. *V*, *V* Durch Venen erzeugte Furchen auf der ventralen Nierenfläche. *Ao* Aorta.

sie in postembryonaler Zeit sich forterhält, in der Regel gänzlich vom excretorischen Apparat, während eine neue, jeglicher Nephrostomen entbehrende Niere (**Metanephros**) die Rolle der Harndrüse übernimmt[1]).

[1]) Ueber die Persistenz der Urniere bei Sauriern vgl. die Einleitung. Auch die Niere von Hatteria entbehrt, wie ich mich durch den Augenschein überzeugt habe, der Nephrostomen.

Nie erreicht diese Niere die Ausdehnung der, wie wir wissen, bei den Anamnia oft durch die ganze Leibeshöhle sich erstreckenden Urniere, sondern sie stellt in der Regel ein kleineres, compactes oder gelapptes, meistens auf die hintere Rumpfhälfte beschränktes oder auch ganz in die Beckengegend gerücktes Organ dar. Letzteres gilt z. B. für die Mehrzahl der Reptilien und alle Vögel (Fig. 360 *N*), ja es kann sich das zuweilen verjüngte Hinterende der Niere unter besonderer Abzweigung des Ureters bis in die Schwanzwurzel hinein erstrecken, so z. B. bei Lacerta, wo es zugleich an der betreffenden Stelle zu einem Zusammenfluss der Organe von beiden Seiten kommt.

Dem Gesagten zu Folge werden sich die Ureteren gar nicht mehr, oder aber mehr oder weniger weit, frei durch die Bauchhöhle erstrecken. Letzteres ist z. B. bei Crocodiliern und in noch höherem Grad bei Vögeln der Fall, bei welchen die Niere in die Beckenhöhle förmlich eingegossen erscheint und auf ihrer Dorsalfläche das Skeletrelief in umgekehrter Weise repetirt (Fig. 360 *Ur*). Die ventrale, abgeplattete Nierenfläche ist in der Regel gelappt und durch die sich einwühlenden Venen (Fig. 360 *V*, *V*) oft von sehr tief einschneidenden Furchen durchzogen und mannigfach zerklüftet; die Hinterenden beider Nieren können, ähnlich wie bei Lacertiliern, in der Mittellinie zu einer Masse zusammenfliessen.

Zwischen rechts und links herrscht durchaus nicht immer eine strenge Symmetrie, und zwar am allerwenigsten bei Schlangen, wo die reich gelappten Nieren, ähnlich wie bei fusslosen Sauriern, eine der Körperform entsprechende, lange, schmale, bandartige Form besitzen.

Eine an ihrem Scheitel mehr oder weniger tief eingekerbte und so, wie bei Amphibien, auf ihre paarige Anlage zurückweisende Harnblase kommt allen Sauriern (auch den Scinken) und Schildkröten zu. Sie entspringt von der ventralen Cloakenwand, fehlt aber in postembryonaler Zeit den Schlangen, Crocodiliern und Vögeln.

Säuger.

Bei den Säugethieren liegen die verhältnissmässig kleinen Nieren auf dem M. quadratus lumborum und auf den Rippen auf; sie besitzen meistens einen convexen Aussen- resp. Hinter- und einen concaven Innen- resp. Vorderrand. Dieser wird als Hilus bezeichnet, da an ihm die Blutgefässe und der Ureter ein- resp. austreten. Der Ureter umschliesst mit seinem erweiterten, häufig mehrfach gespaltenen Anfangsstück, mit dem sogen. Calyx bezw. mit den Calyces (Fig. 361 *Ca*) kleine, papillenartige, in den Hilus renalis vorragende Bildungen, auf welchen die Harncanälchen in wechselnder Zahl ausmünden (Fig. 361 zwischen *Pr* und *Ca*). Im weiteren Verlauf fliessen die Nierenkelche zu einem grösseren Hohlraum, dem Pelvis renalis oder Nierenbecken, zusammen, und dieses mündet in den zur Blase ziehenden Ureter aus (Fig. 361 *Pe*, *Ur*).

Die an die Harnblase sich anschliessende Urethra ist beim weiblichen Geschlecht kurz, beim männlichen dagegen, in engem Connex mit dem grösseren Geschlechtsglied, zu einer langen Röhre (langer Sinus urogenitalis) ausgezogen und mit einem Schwellkörper (Corpus cavernosum) versehen.

In embryonaler Zeit stellt die Niere eine vielfach gelappte Masse

dar, und dieses Verhalten kann das ganze Leben bestehen bleiben (Cetaceen, Pinnipedier, Ursus, Lutra u. a.), oder es kommt zu einem mehr oder weniger vollkommenen Zusammenfluss der Lappen (Renculi), wodurch das Organ ein höckeriges, maulbeerartiges oder auch ein ganz compactes Aussehen gewinnen kann (Fig. 361, 362).

Gleichwohl ist aber in diesem Fall die ursprüngliche Sonderung in Lappen häufig noch mehr oder weniger deutlich auf dem Durchschnitt nachzuweisen. Man unterscheidet nämlich eine in keilförmigen Figuren (Fig. 361 *M*, *Pr*), d. h. in sogen. Pyramiden, angeordnete

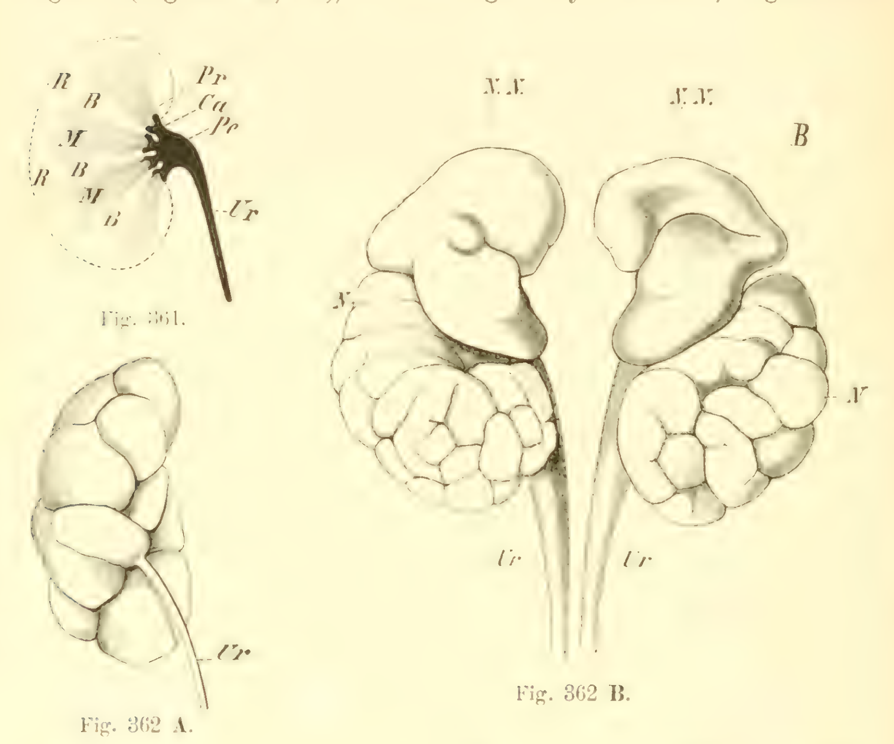


Fig. 361.

Fig. 362 A.

Fig. 362 B.

Fig. 361. Längsschnitt durch eine Säugethierniere. Schema. *R*, *R* Rinden-, *M*, *M* Marksubstanz, zu den Pyramiden (*Pr*) angeordnet. Zwischen die letzteren setzt sich die Rindensubstanz in Form der Bertini'schen Säulen (*B*, *B*) hinein fort. *Ca* Calyces, *Pe* Pelvis, *Ur* Ureter.

Fig. 362. **A** Rechte Niere vom Reh. **B** Beide Nieren und Nebennieren eines menschlichen Embryos. Beide Figuren stellen das Organ von der ventralen Seite dar. *N* Nieren, in Lappen zerfallend, *Ur Ur* Ureteren, *N*, *N* Nebennieren.

Innenschicht (Substantia medullaris) und eine äussere, unter der Form der Bertini'schen Säulen zwischen die Pyramiden sich hineinziehende Rindenschicht (Substantia corticalis) (Fig. 361 *R*, *B*). Jene Pyramiden entsprechen nun den embryonalen Nierenlappen, doch ist dabei zu bemerken, dass mehrere Lappen zu einer Pyramide zusammenfliessen können.

Die Malpighi'schen Körperchen, sowie die gewundenen, von Blutgefässen umstrickten Harncanälchen der Säugethierniere liegen in der

Rindensubstanz, die sogen. geraden Harncanäle dagegen vornehmlich in den Pyramiden, wo sie gegen die Papille hinab unter beharrlichem Zusammenfluss immer grössere Sammelgänge erzeugen.

Bei allen Säugern laufen die Ureteren eine grössere Strecke weit frei durch die Bauchhöhle und senken sich dann in die nie fehlende Harnblase ein. Der Eintrittspunkt befindet sich stets auf der Hinterseite, entweder — und dies ist das häufigere Verhalten — unten am Fundus, oder weiter nach aufwärts gegen den Scheitel zu. Die Blase liegt bald höher im Bauchraum, bald weiter abwärts im Becken.

Die Harnblase der Säugethiere geht, wie ich früher schon des Näheren erörtert habe, wenigstens in ihrem unteren Abschnitt aus dem ventralen Theil der Cloake hervor (Keibel). Der proximalwärts sich anschliessende Abschnitt des Allantoisstieles (Urachus) wandelt sich in das sogenannte Ligamentum vesicale medium um[1]). Die Harnblase unterliegt ausserordentlich zahlreichen Formschwankungen, doch können dieselben, ihrer nur untergeordneten Bedeutung wegen, hier nicht näher berücksichtigt werden.

Geschlechtsorgane.

Fische.

Bei Amphioxus bleibt die Geschlechtsdrüse lange auf einer indifferenten Entwicklungsstufe stehen. Sie zeigt, wie ich früher schon erörtert habe, eine streng segmentale Anlage. Jeder Abschnitt mündet für sich in die Peribranchialhöhle und ist von der Leibeshöhle abgeschlosssen. Von der Peribranchialhöhle aus werden die Geschlechtsproducte durch den Mund entleert.

Die Geschlechtsdrüsen der **Cyclostomen**, welche von dem Harnapparat strenge geschieden sind, stellen ein langes, unpaares, an der dorsalen Darmseite durch ein peritoneales Mesoarium resp. Mesorchium suspendirtes Organ dar, welches zwischen den Nieren seine Lage hat. Die Geschlechtsproducte gelangen durch die Pori abdominales nach aussen. Bei den übrigen Fischen gehören unpaare Geschlechtsdrüsen zu den Ausnahmen und erfordern eine sehr vorsichtige Beurtheilung (siehe unten); auch findet häufig ein asymmetrisches Verhalten zwischen rechts und links statt. Ursprünglich ist wohl die Anlage der Geschlechtsdrüsen sämmtlicher Fische, wie dies ja auch bei allen übrigen Vertebraten die Regel bildet, eine paarige, und die Verschmelzung eine erst secundär erworbene.

Die Myxinoiden sind Zwitter. Der caudalwärts gelegene Abschnitt der Geschlechtsdrüse setzt sich nach Nansen von dem in der Regel

[1]) Ein Urachus oder Spuren eines solchen sind bei Marsupialiern nicht nachzuweisen, ebenso wenig Arteriae umbilicales. Die Allantois wird hier als solche ganz in die Bauch- resp. Beckenhöhle aufgenommen, um, mit dem fortschreitenden Wachsthum des Thieres absolut, aber nicht relativ, an Grösse zunehmend, zeitlebens als Harnblase zu fungiren. So bleiben hier die Arterien der Allantois das ganze Leben hindurch in voller Ausdehnung wegsam und stellen mehr vor, als die in der menschlichen Anatomie als Arteriae vesicales superiores bezeichneten Arterien. Zwischen der Harnblase der Placentalia und Aplacentalia besteht somit nur eine incomplete Homologie.

grösseren, weiter nach vorne zu liegenden Theil frühe schon durch eine milchweisse Farbe ab, springt stärker hervor, wird breiter und gelappt. Es handelt sich um einen richtigen, in voller Spermatogenese begriffenen Hoden. Nachdem dieser seine reifen Spermatozoën entleert und seine Rolle ausgespielt hat, gelangt der kopfwärts von ihm gelegene Theil der Geschlechtsdrüse zu mächtiger Entfaltung und wird zum Ovarium, in welchem grosse Eier entstehen. Somit ist Myxine in jugendlichem Alter (mit 32—33 cm Länge) männlichen, in späterem Alter weiblichen Geschlechts, und da die verschiedenen Geschlechtsproducte zu verschiedener Zeit entstehen, kann es sich um keine Selbstbefruchtung handeln.

Dass zwischen weiblichem und männlichem Geschlecht Uebergangsformen existiren, dass also Ovarien und Hoden gemischt durcheinander liegen können, wird nach dem oben Erwähnten nicht befremden, und dasselbe gilt für die Erfahrung, dass man in andern Fällen wahren Männchen bezw. Weibchen begegnet.

Myxine scheint bei der Eiablage auf keine bestimmte Zeit des Jahres beschränkt zu sein, und dieselbe Annahme ist auch zulässig für die Production der männlichen Zeugungsstoffe (Cuningham, Nansen).

Der **Eierstock** der **Teleostier**[1]) bildet in der Regel einen gegen den Kopf blind geschlossenen Schlauch, einen Hohlsack, auf dessen Innenwand die Eier auf längs- oder querlaufenden Blättern entstehen und dessen Rückwärtsverlängerung die „Tube" ist. Die meist nur kurzen „Tuben" fliessen an ihrem Hinterende häufig zu einem unpaaren Canal zusammen, und dieser mündet in einem Schlitz oder auch auf einer Papille aus, welche sich zu einer Röhre („Legröhre") verlängern kann.

Inwiefern und ob überhaupt der Oviduct der Teleostier mit dem Müller'schen Gang der höheren Vertebraten, d. h. mit dem der Amnioten, vergleichbar ist, muss so lange unentschieden bleiben, als die früher schon erwähnte Controverse über die Genese jenes Ganges bei den einzelnen Wirbelthierklassen, wie vor Allem bei Knorpel-, Knochenganoiden, Dipnoërn und Amphibien, noch dauert.

Eines aber steht fest, und das ist die Thatsache, dass die „Tuben" der Knochenfische abgeschnürte Theile des Cöloms darstellen und dass sich dabei, je nachdem der Abschnürungsprocess vollkommener oder unvollkommener verläuft, die mannigfachsten Modificationen ergeben.

Die **Hoden** der **Teleostier**, welche nach Lage und Form mit den Ovarien viel Uebereinstimmendes besitzen, stellen stets längliche, im Querschnitt runde, ovale oder dreiseitig-prismatische Körper dar, welche dorsalwärts an die Nieren, ventralwärts an den Darmcanal stossen. Der oft intensiv weisse Ausführungsgang mündet zwischen Rectum und Urethra nach aussen, nachdem er sich kurz vorher mit seinem Gegenstück zu einem unpaaren Canal vereinigt hat. Er fällt unter denselben morphologischen Gesichtspunkt, wie der Oviduct.

[1]) Der Zeitpunkt des ersten Auftretens der Geschlechtsanlagen der Teleostier stellt sich bei Knochenfischen sehr verschieden ein, und steht in keinem allgemeingültigen Zusammenhang mit dem Entwicklungszustand des jungen Fisches. Bald sind die Geschlechtsanlagen schon in früher Stufe des Embryonallebens zu constatiren, bald treten sie erst nach der Geburt auf. So besitzen z. B. Aale von 6—7 cm Länge noch keine Spur von Genitalien.

Nach Jungersen verbleibt bei *Teleostiern* die *Genitalfalte* lange Zeit in einem geschlechtlich indifferentem Stadium. Sie vergrössert sich einfach, und wenn dann die Differenzirung eintritt, so macht sich dieselbe in histologischer und — in wechselnd starker Weise — auch in formeller Beziehung bemerklich. Bei einigen Knochenfischen bleibt die einfache Bandform bestehen, bei anderen bildet sie sich nur in geringerem Maasse um, bei den meisten aber lässt sie den charakteristischen Hohlsack aus sich hervorgehen; endlich kann es auch noch zu einer Verschmelzung der paarigen Anlagen kommen. Die Bildung des Sackes geschieht bei einem Theil der Fische dadurch, dass in der Genitalfalte eine tiefe Furche entsteht, deren Ränder sich allmählich, zuerst vorn, dann hinten, und zuletzt in der Mitte schliessen (*Zoarces*, *Perca*, *Gasterosteus*, *Acerina*, *Belone* und wahrscheinlich *Gadus*). Bei *Cyprinoiden* entsteht die Ovarialhöhle dadurch, dass die Genitalfalte sich mit dem Peritonealüberzug der Bauchwand entweder direct oder mit einer von diesem hervorwachsenden Falte verbindet. Bei *Esox* und *Lepidosteus* scheint es sich um ähnliche oder gleiche Bildungsvorgänge zu handeln.

Was die Ovarien der *Salmoniden* betrifft, so sind dieselben auf sehr früher Stufe einer Entwicklungsform stehen geblieben, welche bei weiterer Ausbildung zu dem Verhalten der *Cyprinoiden* oder von *Esox* geführt haben würde, d. h. es ist hier nicht zur gänzlichen Höhlenbildung, sondern nur zu einem *Halbsack* gekommen. Das Peritoneum überzieht nämlich hier in gewisser Ausdehnung nur die mediale Wand und die untere (ventrale) Kante des Ovariums und hört dann auf. Die Folge ist, dass die auf den Lamellen der lateralen Eierstockseite erzeugten Eier in die *Bauchhöhle* fallen müssen. Da aber die Ovarialhöhle der obgenannten Fische nur einen besonderen abgeschnürten Theil der Bauchhöhle darstellt, so liegt eigentlich kein principieller Unterschied vor.

Beim Uebergang der Genitalfalte in die *männliche Geschlechtsdrüse* spielen sich weniger starke formelle Veränderungen ab; Hauptsache sind die histologischen Vorgänge. Auch hier findet keine Einmischung von anderswoher kommenden Elementen statt, so *fehlt* z. B. *jede Betheiligung seitens der Urniere*. Zwei Typen des Teleostierhodens sind zu unterscheiden: 1) Einer mit deutlichen Hodencanälchen in radiärer Anordnung (*Acanthopteren*) und 2) Einer von mehr acinösem Bau (*Cyprinoiden*, *Hecht*, *Salmoniden*, *Clupeaceen* und *Gadus*).

Die *Ausführungsgänge* der Geschlechtsdrüsen entstehen erst nach der Differenzirung der letzteren in den weiblichen und männlichen Typus, und zwar auf folgende Weise. Es handelt sich um verdickte, unmittelbar hinten an die Genitalfalten sich anschliessende Strecken des *Bauchfellepithels*, welche sich secundär von vorne nach hinten aushöhlen. Wo eine Verschmelzung oder dichte Zusammenlagerung beider Hälften der Geschlechtsdrüsen oder nur von deren Hinterenden statt hat, schmelzen auch die Anlagen der Ausführungsgänge zusammen, oder sie werden sogar unpaar angelegt. Bei Weibchen durchbrechen sie die Bauchwand in der Regel *vor* der Harnröhre, bei Männchen dagegen öffnen sie sich gewöhnlich in den unteren Theil der Harnröhre. Durch einfache Spaltenbildung des Stromas entsteht auch der im Gebiet des Hodens gelegene Theil des Vas deferens, aber, wie es scheint, etwas verschieden von der Anlage des hinteren (freien) Theiles. Gleichwohl sind beide als eine durchaus zusammengehörige Bildung aufzufassen: der Samenleiter ist von Anfang an nichts *als eine directe Fortsetzung der Geschlechtsdrüse*.

Bei Weibchen entsteht der eigentliche Oviductcanal auf andere Weise als die Ovarialhöhle, und letztere kann in der Entwicklung noch weit zurück und gegen die Bauchhöhle noch offen sein, während jener schon weit entwickelt ist. Es handelt sich also hier, im Gegensatz zum männlichen Geschlecht, um eine gewisse Selbständigkeit. Wenn ein solcher Zustand persistiren würde, so liesse sich, obgleich beide Organe in unmittelbarer Verbindung entstehen, dem Oviduct die Bezeichnung als selbständiges Organ nicht absprechen. Dies muss ausdrücklich hervorgehoben werden, da es sich bei erwachsenen weiblichen Salmoniden um sehr ähnliche Verhältnisse handelt. Die hier vorkommenden Peritonealtrichter[1]) können keinen anderen Ursprung haben als die Oviducte der übrigen Teleostier, d. h. sie werden sich ebenfalls im verdickten Peritonealepithel aushöhlen.

Aus dem genetischen Verhalten der Geschlechtsdrüsen und Geschlechtsgänge der Teleostier ergiebt sich die Möglichkeit einer doppelten Schlussfolgerung. Erstens liesse sich nämlich dabei an Rückbildungsprocesse, d. h. an eine im Laufe der Phylogenese erfolgte Verwischung der ursprünglichen Verhältnisse denken. Andererseits aber könnte man jenes Verhalten als das primäre auffassen und sich die Ovarien aller Fische ursprünglich als bilateral symmetrische, am Peritoneum aufgehängte Lamellen vorstellen, auf deren ganzer Oberfläche sich ursprünglich Eier erzeugten. Letztere wurden durch die Pori abdominales entleert. Zum Zweck einer gesicherten Hinleitung der Eier zu den Pori abdominales formirten sich Längsfurchen im Peritoneum, und indem sich letztere zu Röhren abschlossen, entstanden die Sackovarien mit ihrem damit unmittelbar zusammenhängenden Ausführungsgang, wie sie die meisten Teleostier charakterisiren.

Vergl. hierüber MacLeod und Howes, welch letzterer die Genitalgänge beider Geschlechter der Teleostier als Bildungen sui generis betrachtet, welche mit den Geschlechtsgängen der übrigen Gnathostomen nichts zu schaffen haben. Howes fasst den Urogenitalapparat der Teleostier und Cyclostomen auf als den am wenigsten modificirten Ueberrest ursprünglich hermaphroditischer Geschlechtsorgane der Vorfahren der heutigen Vertebraten.

Schliesslich sei noch bemerkt, dass bei Teleostiern ein Hermaphroditismus vorkommt. So liegt bei Serranus und Chrysophrys ein wohlausgebildeter Hoden in der Wand des Eierstockes, auch ist ein Vas deferens vorhanden, welches den ganzen Ovarialcanal umschliesst. Serranus soll sich selbst befruchten, bei Chrysophrys findet gegenseitige Befruchtung statt. Fische mit inconstantem Hermaphroditismus, wie z. B. Gadus morrhua, Scomber scomber und Clupea harengus, leiten zu den gewöhnlichen Verhältnissen hinüber.

Spuren äusserer Begattungsorgane, welche als „Samenbläschen“ oder „Prostata“ bezeichnet werden, sind, wo sie vorkommen, den gleichnamigen Gebilden höherer Wirbelthiere ebenso

[1]) Die betr. „Peritonealtrichter“ sind am grössten und deutlichsten bei Osmerus und Mallotus, kommen aber ähnlich wie bei Salmo auch bei Coregonus und Argentinus vor. Es scheinen aber zahlreiche individuelle Schwankungen bezüglich der Form und Ausbildung zu herrschen.

wenig an die Seite zu stellen, als die früher schon erwähnte sogenannte Harnblase.

Unter den **Ganoiden** folgt der weibliche Lepidosteus dem uns bei den Teleostiern soeben bekannt gewordenen Verhalten, während bei den Knorpelganoiden die Sache noch nichts weniger als klar liegt. Das, was man hier (Sturionen) als MÜLLER'schen Gang" beschrieben hat, ist wahrscheinlich mit dem „Oviduct" der Teleostier zu homologisiren, und ähnliche Gesichtspunkte gelten für Polypterus und Amia. Alles spricht dafür, dass der Urogenitalapparat aller Ganoiden dem der Teleostier viel näher steht, als dem der Selachier, dass also bei den Ganoiden überhaupt keine Abspaltung des „MÜLLER'schen Ganges" vom Urnierengange anzunehmen ist. Ueber alles Dieses kann übrigens nur die Entwicklungsgeschichte sicheren Aufschluss geben, und dies gilt auch für die Geschlechtsverhältnisse der männlichen Sturionen, bei welchen bezüglich der Art und Weise der Samenausführung Folgendes hervorzuheben ist:

Bei Acipenser zieht, ähnlich wie bei Lepidosteus, vom Hoden ein quer gerichtetes Canalsystem zum Vornierengange. Kurz bevor es sich in letzteren einsenkt, bilden die Quercanäle eine unregelmässige Längscommissur, und die aus letzterer entspringende zweite Serie von Quercanälen senkt sich in die Urniere ein. Die Niere wird also von Sperma durchströmt und ein grosser Theil der MALPIGHI'schen Körperchen und der Nierenausführungsgänge ist vollgestopft mit Sperma, das auch die Quer- und Längscanäle des Keimdrüsennetzes erfüllt[1]). Der Vornierengang erstreckt sich nach vorne nur so weit, als die eigentliche Niere reicht, d. h. bis zu der Stelle, wo ihr vorderster Abschnitt in Lymphgewebe umgewandelt ist. Nach hinten dagegen reicht die typisch gestaltete Urniere bis zur Urogenitalöffnung. Ein Trichter führt, im Gegensatz zu den Stören, bei Lepidosteus nicht in den Vornierengang hinein. Ein Homologon des MÜLLER'schen Ganges ist bis dato bei Lepidosteus nicht nachgewiesen. Das eine wabige

---

[1]) JUNGERSEN meldet über das Verhalten von Acipenser sturio wörtlich Folgendes: „Durch den inneren (medialen) Theil des eigentlichen Hodens (es handelt sich in diesem Fall um ein noch nicht geschlechtsreifes Exemplar) zieht ein Maschenwerk von Canälen, das wieder mit einem das Mesorchium durchziehenden, unregelmässigen Canalsystem in Verbindung steht, das vor dem Nierengang und der Unterfläche der Niere gelagerte Aeste entsendet. Vorn verliert sich dieses System mit dem Aufhören des Hodens; nach hinten setzt es sich nur unbedeutend weiter als die Hodenfalte selbst in Form eines einfachen, feinen Canälchens im Peritoneum fort, dass schnell sehr dünn wird und blind endigt. Die beschriebenen Canäle stellen wahrscheinlich sowohl den Sammelgang als auch die angeblichen Quergefässe dar; aber bei meinen beiden Exemplaren existirt gar keine Verbindung weder mit dem Nierengang, noch mit den Harncanälchen [weder mit den grösseren Quercanälen, die als ziemlich regelmässige Sammelgänge aus der Niere zu dem Nierengang treten (die primären Harncanälchen), noch mit den kleineren (secundären) Harncanälchen], noch mit den „MÜLLER-schen Gängen". Das Canalsystem ist noch völlig verschlossen. Es macht den Eindruck, an Ort und Stelle, wo es liegt, entstanden zu sein, und kann demnach kaum den Vasa efferentia der Selachier homolog sein, weil diese ja aus den „Segmentalgängen" entstehen. Dass es den Samen ausführen soll, ist klar, aber wohin es sich öffnen wird, lässt sich kaum ohne Untersuchung völlig geschlechtsreifer Individuen entscheiden."

Nach JUNGERSEN sind die „MÜLLER'schen Gänge" inwendig mit schönem, hohem Flimmerepithel ausgekleidet. Auch auf deren äusserer Seite findet sich hohes Cylinderepithel, welches sich auf die laterale Fläche der Genitalfalte hinüber fortsetzt, wo es sich an der lateralen Fläche des Hodens verliert. Bei einem Exemplar von Acipenser sturio, das über einen Meter Längenmaass hatte, endigten die „MÜLLER'schen Gänge" beiderseits blind im Nierengang.

Structur besitzende Hinterende des Vornierenganges ist blasig erweitert und dient beim Männchen als Samenaufbewahrungsort. — Wahrscheinlich stimmen auch Amia, Polyodon und Polypterus in allen wesentlichen Punkten mit Lepidosteus überein (Semon).

Ueber das weibliche Generationssystem der Ganoiden fehlen bis jetzt genaue Nachrichten.

Was die Geschlechtsorgane der **Dipnoër** anbelangt, so verdanken wir hierüber W. N. Parker folgende werthvolle Berichte:

Bei jungen Exemplaren von Protopterus bilden die Ovarien lange, schmale Bänder von feinkörniger Structur, die sich durch die ganze Leibeshöhle erstrecken. Im geschlechtsreifen Zustand erscheinen die Organe mehr zerklüftet, und der zwischen Ovarium und Niere liegende Oviduct, der sicherlich einem wirklichen Müller'schen Gang entspricht, nimmt, ähnlich wie bei Amphibien, zur Brunstzeit eine geschlängelte Form an; zugleich verdickt sich seine Wandung. Das Ostium abdominale ist eng und liegt etwas hinter dem Herzbeutel. Kurz vor der Cloake fliessen die Oviducte zu einem unpaaren Stück zusammen, welches auf einer Papille in die Cloake einmündet (Fig. 363).

Der Hoden hat ganz das Aussehen eines unreifen Ovariums, und ist auch oftmals damit verwechselt worden. Genau wie letzteres wird auch er von jenem, schon bei der Niere erwähnten Lymph- und Fettgewebe ventral- und lateralwärts umhüllt. An der ventralen (bezw. medialen) Hodenfläche zieht der Ausführungsgang herab. Derselbe ist in die Hodenlappen eingebettet und nimmt dort aus den zahlreichen Läppchen die Samencanäle direct auf. Offenbar handelt es sich bezüglich des Hodenausführungsganges um eine vom Harnapparat gänzlich unabhängige, im Connex mit dem Hoden entstandene Bildung. Gegen die Cloake zu taucht der Gang aus der Hodensubstanz empor, wird auf eine kleine Strecke frei und senkt sich endlich jederseits in das, auch beim Männchen unpaare, Endstück des Müller'schen Ganges ein. Letzteres mündet auf einer Papilla genitalis in die Cloake aus.

Proximalwärts von der Stelle des Zusammenflusses der Hodenausführungscanäle mit dem Müller'schen Gange obliteriren letztere beim männlichen Geschlecht (Fig. 363). Bei jüngeren Exemplaren sind dieselben deutlich nachzuweisen; ob sie aber durchweg ein Lumen besitzen, ist nicht sicher bekannt. Ein Ostium abdominale ist vorhanden.

Wenn sich schon bei den Dipnoërn gewisse Merkmale (z. B. Müller'scher Gang) nicht verkennen lassen, welche zu den Amphibien hinleiten, so gilt das in noch höherem Masse für die **Selachier**, und aus diesem Grunde habe ich dieselben an das Ende des die Geschlechtsorgane der Fische behandelnden Capitels gestellt.

Was zunächst die **Ovarien** der Selachier betrifft, so sind dieselben bei der weitaus grösseren Zahl paarig, und dies gilt ausnahmslos für die Oviducte, welche, im Gegensatz zu den Teleostiern und in Uebereinstimmung mit den Dipnoërn, von den Ovarien immer getrennt sind. Sie beginnen weit vorne in der Rumpfhöhle, unmittelbar hinter dem Herzen, und zwar mit einem gemeinsamen Ostium abdominale. Der vordere, die sogenannte Schalendrüse einschliessende Abschnitt ist stets schlanker und enger als der hintere, welch letzterer sich zu einer Art von Uterus ausdehnt, in dem sich bei den viviparen Haien der Embryo entwickelt. An seinem Hinterende fliesst er mit demjenigen der an-

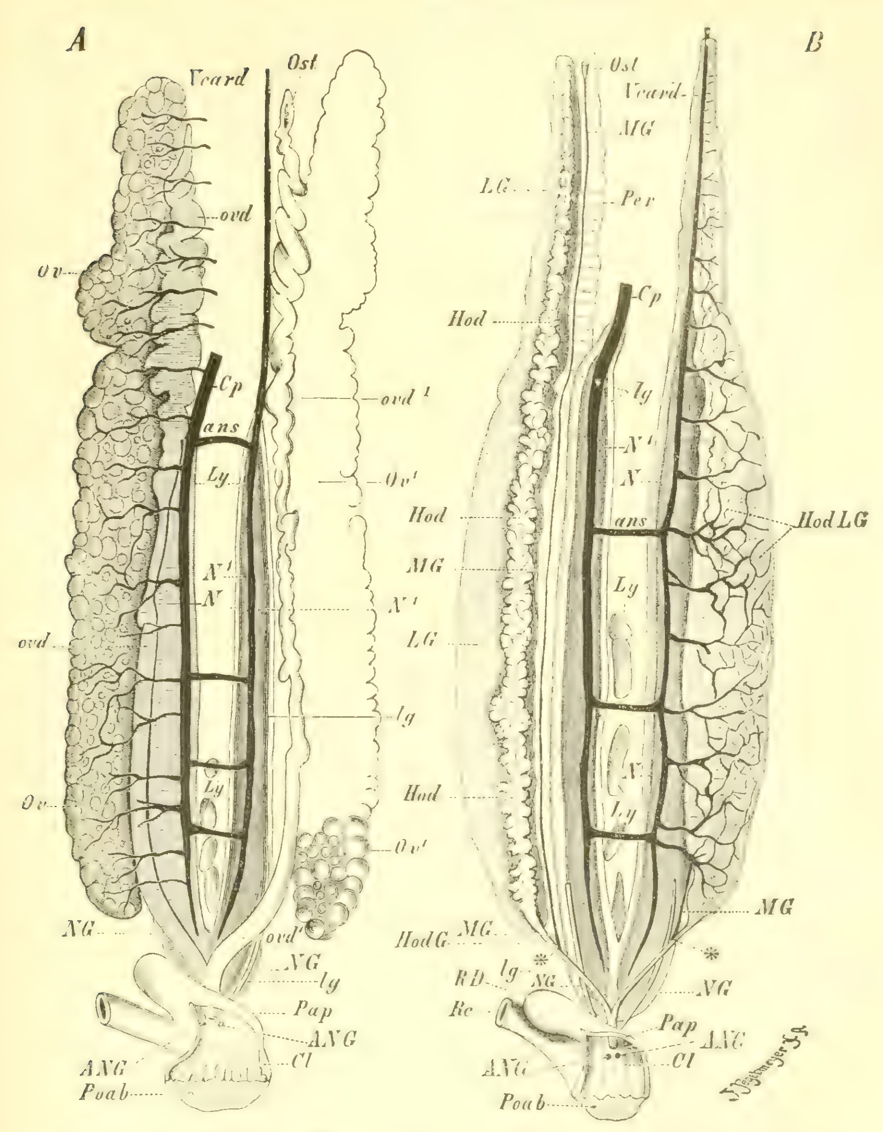


Fig. 363. **A** weiblicher, **B** männlicher Urogenitalapparat von Protopterus annecteus. Nach W. N. PARKER. Die Figur **A** ist auf der rechten Seite (bei *Ov*¹) nicht ganz ausgeführt. Bezeichnungen auf Fig. **A**. *Ov*, *ovd* und *N* Ovarien, Oviduct und Niere in situ, d. h. vom Bauchfell noch bedeckt. Zahlreiche Venen ziehen zur Vena cava posterior. *Ov*¹, *ovd*¹ und *N*¹ Dieselben Organe der linken Seite nach Wegnahme des Bauchfells. Der Oviduct ist dadurch viel deutlicher geworden und zeigt bei *Ost* sein Ostium abdominale. Auch die Eier treten bei *Ov*¹ scharf hervor, sind aber nur im hintersten Bezirk ins Ovarium eingezeichnet. Bezeichnungen auf Fig. **B**, *Hod LG* und *N* Hoden, lymphadenoides Gewebe und Niere, sämmtlich in situ, d. h. vom Bauchfell bedeckt. Linkerseits ist dieses entfernt, sodass man den Hoden (*Hod*) als langgestreckte, feingelappte Masse, von dem lymphadenoiden Gewebe (*LG*) umgeben, zu Gesicht bekommt. Innerhalb der Hodenläppchen zieht der Ausführungsgang zur Cloake herab, wird bei *HodG* frei und senkt sich bei * in den MÜLLER'schen Gang (*MG*) hinein. *Ost* Ostium abdominale des MÜLLER'schen Ganges. *Per* Abgeschnittenes Peritoneum. Gemeinschaftliche Bezeichnungen: *lg* Lymphadenoides Gewebe

in der Umgebung der Niere (N^1), *Ly* dasselbe Gewebe zwischen den Nieren, *NG* Nierenausführungsgänge, *ANG* Mündungen derselben in der Cloake (*Cl*), *Pap* Papille in der Cloake, *RD* Rectaldrüse (Process. digitif.), *Rc* Rectum, *Poab* Pori abdominales. Gefässe: *Cp* Vena cava posterior, durch Queranastomosen (*ans*) mit der Vena cardinalis (*Vcard*) verbunden. Letztere nimmt rechterseits auf Fig. B das Blut der Geschlechtsdrüse auf.

deren Seite zu einem unpaaren Canal zusammen, und dieser mündet etwas hinter der Oeffnung der Ureteren in die Cloake aus.

Jene Schalendrüse liefert einen das Ei umhüllenden, zu einer festen, hornartigen Masse erstarrenden Stoff. Am stärksten (biconvex) entwickelt ist sie bei den eierlegenden Selachiern, d. h. unter den Haien bei den Scyllii, unter den Rochen bei den Rajidae, und ebenso bei Chimaera. Die Eischale ist meist länglich-viereckig und an den vier Winkeln zu spiralig gewundenen Schnüren ausgezogen.

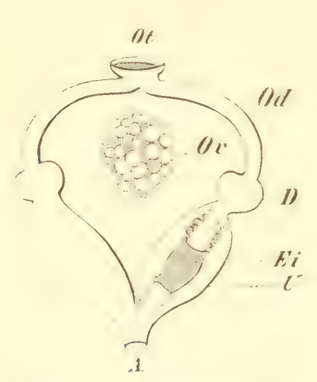


Fig. 364. Halbschematische Darstellung des weiblichen Geschlechtsapparates der Selachier. *Ov* Ovarium, *Od* Oviduct, *Ot* Ostium tubae, *D* Eileiterdrüse, *Ei* Ei in seiner Hornschale, von welcher die Suspensorialschnüre abgehen, *U* Uterusartig aufgetriebene Parthie des Oviductes, *A* Stelle, wo die Geschlechtscanäle zusammenfliessen.

Bei den viviparen Haien, wo die Eischale nur dünn ist, entwickelt sich der Embryo innerhalb des Uterus. Sein Dottersack ist in der Regel frei und ohne Verbindung mit der Wand des Uterus, bei einigen jedoch, wie z. B. bei Mustelus laevis und Carcharias, ist er an eine wirkliche Placenta uterina angeheftet, und zwar so, dass seine Falten und Runzeln in entsprechende Vertiefungen der Mucosa uteri eingreifen. Dabei senken sich die engverflochtenen Gefässe des Dottersackes derartig in die Uterusschleimhaut ein, wie dies von den Cotyledonen der Wiederkäuer bekannt ist. (Vergl. das Capitel über die Beziehungen zwischen Mutter und Frucht.)

Der stets paarige, symmetrisch angeordnete **Hoden** der **Selachier** liegt, in dem Mesorchium aufgehängt, im vordersten Theile der Bauchhöhle, dorsalwärts von der Leber. Er besteht aus zahlreichen Blasen oder Kapseln, in welchen die Spermatozoën entstehen.

Die quer gerichteten Vasa efferentia verbinden sich mit den auswachsenden, vordersten Urnieren- (Nebenhoden-)Canälchen und ordnen sich zu einem Längscanal, aus dem wieder ein den Vasa efferentia an Zahl gleiches Quercanalsystem entspringt.

Was den Müller'schen Gang der männlichen Haifische betrifft, so macht er einen rudimentären Eindruck. Sein Lumen ist sehr eng und oft unterbrochen.

Ueber die Begattungsorgane der Selachier werde ich später einige Mittheilungen zu machen haben.

Amphibien.

Bei allen Amphibien zeigen die, in der Regel die Längenmitte der Leibeshöhle einnehmenden, rechts und links von der Wirbelsäule

liegenden Geschlechtsdrüsen eine paarige, symmetrische Anordnung und richten sich in ihrer Gestaltung im Allgemeinen nach der äusseren Körperform. So stellen die **Ovarien** der **Gymnophionen** (Fig. 355 A *Ov*) lange, schmale Bänder, und die **Hoden** derselben eine lange Kette kleiner, durch einen Sammelgang (Fig. 355 B *Ho* und 365 *Sg*) perlschnurartig aufgereihter Einzelstückchen dar. Jedes Hodenstück besteht aus einer Reihe kugeliger Kapseln (Fig. 365 *K*), welche den Samen bereiten und ihn in den durchziehenden Sammelgang ergiessen. Aus dem zwischen je zwei Hodenstückchen frei zu Tage liegenden Abschnitte des Sammelganges entspringt ein Quercanälchen (*Q*) gegen die Niere (*N*, *N*) herüber und senkt sich in den dort verlaufenden Längscanal (*L*, *L*) ein. Dieser endlich führt den Samen durch ein zweites System von Quercanälen (*Q Q*) zu den Malpighi'schen Körperchen, und von hier aus gelangt er weiter durch das Canalsystem der Niere hindurch in den Harnsamenleiter (*HS*). Mit diesem Verhalten, das ich oben im Capitel über das Harnsystem bereits geschildert habe, stimmt auch der **männliche Geschlechtsapparat** aller **Urodelen** (Fig. 366 A *Ho*) und gewisser **Anuren** (Bufonen) principiell überein. Dabei unterliegt aber der Hoden[1]) in seiner äusseren Configuration den allermannigfaltigsten Schwankungen, ist entweder oval, an einem Ende zugespitzt, spindelförmig (Fig. 366 A *Ho*) (Urodelen), oder mehr rundlich (Anuren) (Fig. 367 *Ho*)[2]).

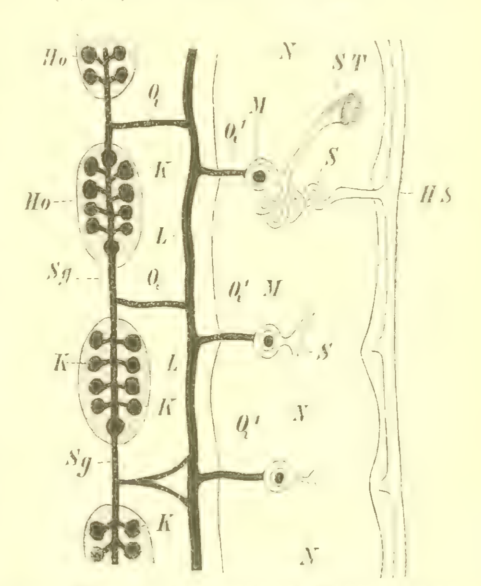


Fig. 365. Schematische Darstellung eines Abschnittes des männlichen Geschlechtsapparates der Gymnophionen. *Ho*, *Ho* Hoden, *Sg* Sammelgang derselben, *K*, *K* Hodenkapseln, *Q*, *Q* austretende Quercanäle, welche sich in den Längscanal *L*, *L* einsenken, Q^1, Q^1 zweite Serie von Quercanälen, *M*, *M* Malpighi'sche Körperchen, *N*, *N* Niere, *ST* Segmentaltrichter, *S* Schleifencanäle, *HS* Harnsamenleiter.

Bei Rana, Bombinator und Alytes emancipiren sich die Vasa efferentia des Hodens mehr und mehr von dem Harnsystem, d. h. sie senken sich, ohne sich mit den Nierencanälchen zu verbinden, entweder direct in den Harnleiter ein (Rana), oder endigen sie der grösseren Mehrzahl nach blind, während sich nur die vordersten mit dem Harnleiter in directe Verbindung setzen (Bombinator).

---

[1]) Am Kopfende des Urodelenhodens (Salam. mac.) liegen indifferente Keimzellen, d. h. die eigentlichen Ursamenzellen, die Spermatogonien, also jene Elemente, aus denen immer aufs Neue in letzter Instanz das für die Samenbildung nothwendige Material geschöpft werden muss (Hermann).

[2]) Wie M. Heidenhain gezeigt hat, liegt über den Urogenitalpapillen männlicher Tritonen ein mächtiges unpaares Ganglion, welches an der Stelle seiner grössten Entfaltung auch das „Cloakenrohr“ (vorderer Abschnitt der Cloake) von beiden Seiten her förmlich ummauert.

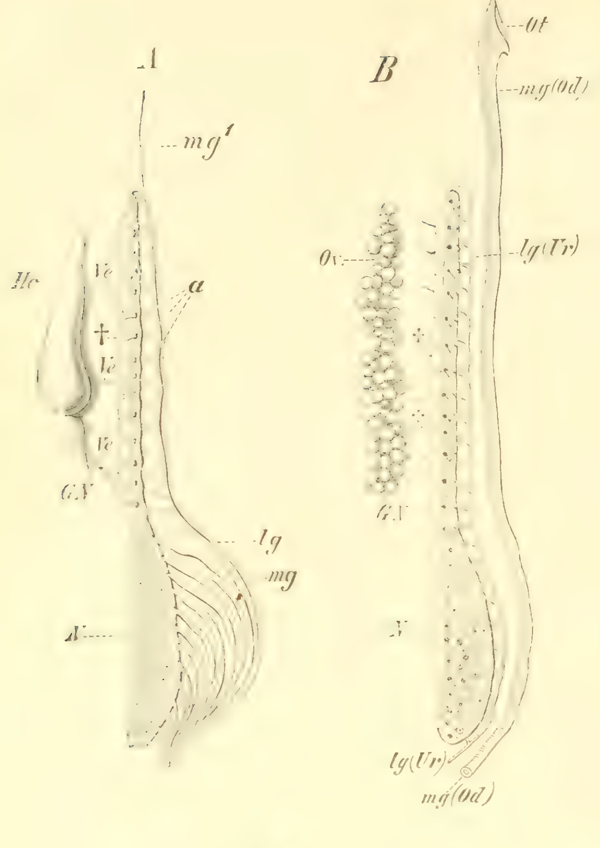


Fig. 366. Schema des Urogenitalsystems eines männlichen (A) und eines weiblichen (B) Urodelen, mit Zugrundelegung eines Präparates von Triton taeniatus. Nach J. W. SPENGEL. *Ho* Hoden, *Ve Ve* Vasa efferentia desselben, welche sich in einen Sammelgang † vereinigen, *a* Ausführgänge der Harncanälchen, welche sich in den LEYDIG-schen Gang *lg*, *lg* (Harnsamenleiter) einsenken; letzterer fungirt beim Weibchen (Fig. B bei *lg*) einzig und allein als Harnleiter (*Ur*). Das System der Vasa efferentia und ihres Sammelganges (*lg*) wird hier abortiv. *mg mg*[1] (*Od*) MÜLLER-scher Gang, *Ot* Ostium desselben (Ostium tubae) beim Weibchen, *GN* Geschlechtsniere (Nebenhoden des Männchens), *N* eigentliche oder sogenannte Beckenniere.

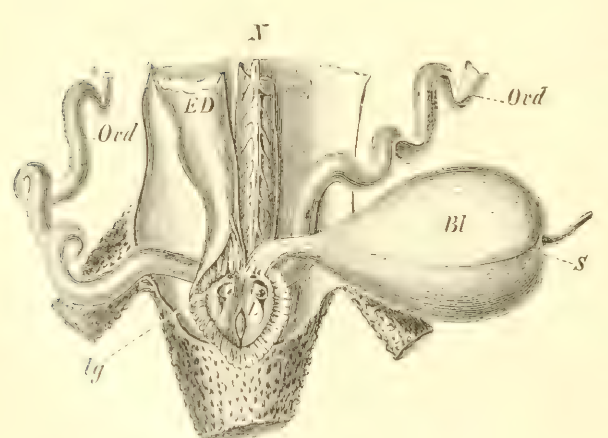


Fig. 367. Cloake einer weiblichen Salamandrina perspic., aufgeschnitten. *ED* und *Bl* Enddarm und Harnblase, beide an ihrer Einmündungsstelle in die Cloake aufgeschnitten. *S* Blasenfurche, *N* Nieren, *lg* Ausmündung der LEYDIG'schen Gänge (Harnleiter), *Ovd*, *Ovd* Oviducte, welche auf zwei Papillen münden. Links von der Schleimhautfalte *L* die Genitalpapille.

Bei Alytes endlich münden die Vasa efferentia am vorderen Nierenende in den MÜLLER'schen Gang, ein in der Thierreihe ganz ungewöhnliches Verhalten. (Eine Nachprüfung erscheint geboten.) (Vergl. übrigens die Dipnoër.) In den MÜLLER'schen Gang, der also hier als Vas deferens fungirt,

mündet der am hinteren Nierenende austretende Harnleiter, und erst nach der Vereinigung beider Gänge kann also von einem Harnsamenleiter die Rede sein.

Bei allen übrigen Amphibien sind zwar im männlichen Geschlecht die MÜLLER'schen Gänge stets vorhanden, aber nur in mehr oder weniger rudimentärer Form. Sie laufen nahe dem lateralen Nierenrand gerade so weit wie die entsprechenden Organe beim Weibchen. Ein Lumen kann vorhanden sein oder fehlen, und dasselbe gilt für ihre Communication mit der Bauch- und Cloakenhöhle.

Am Vorderende jedes Hodens der ächten Kröten, d. h. zwischen der Geschlechtsdrüse und dem Fettkörper, findet sich dasselbe röthlich-gelbe Organ, welches SPENGEL beim Ovarium als **Bidder'sches Organ** bezeichnet hat. Es besteht in seinem Innern aus Kapseln, welche ihrem Bau nach im Wesentlichen mit ächten Eiern auf einer frühen Entwicklungsstufe übereinstimmen; auch entwickeln sie sich ganz wie die Eierstockseier. Eine von ihrer Seite erfolgende Hilfeleistung bei der Samenbereitung ist nicht erwiesen. Sicher ist anzunehmen, dass in einzelnen dieser Eikapseln eine Bildung von Samenkörpern erfolgt, sodass sie also sowohl die Bedingungen für die Entwicklung männlicher als weiblicher Geschlechtsstoffe enthalten. Die eigentliche physiologische Bedeutung dieses Organs genauer zu präcisiren, erscheint bis jetzt nicht möglich; man kann eben nur sagen, dass die Geschlechtsdrüsen der Kröten auch dann noch die Bedingungen für die Entwicklung beider Geschlechter enthalten, wenn das Stadium der geschlechtlichen Indifferenz bereits überschritten ist, und dass sie allmählich eine Umbildung erleiden (KNAPPE).

Die **Ovarien** der **Urodelen** sind immer nach einem und demselben Typus gebaut. Sie stellen einen ringsum geschlossenen, länglichen Schlauch mit einheitlichem Lumen dar. Im Gegensatz dazu zerfällt der Ovarienschlauch der **Anuren** in eine Längsreihe von (3—20) gänzlich getrennten Taschen oder Kammern, in welchen es beim Freiwerden des Eies zur Dehiscenz gegen das Cölom kommen muss. Bei allen Amphibien ist ein Mesoarium stets gut entwickelt, und nirgends handelt es sich um eine directe Verbindung zwischen den Eierstöcken und den Tuben. Letztere beginnen vielmehr, ganz ähnlich wie bei Dipnoërn, weit vorne in der Leibeshöhle, in grosser Entfernung vom Vorderende der Niere, mit freier, trichterartiger Oeffnung, und laufen in der Jugend sowie ausserhalb der Fortpflanzungsperiode ziemlich gerade gestreckt, in der Brunstzeit aber reichlich geschlängelt und gewunden (Fig. 368 *Od*) nach hinten, am lateralen Nierenrand vorbei zur Cloake. Kurz vor ihrer Ausmündung blähen sie sich häufig zu einem uterusähnlichen Körper auf und öffnen sich, nachdem sie sich zuvor wieder verjüngt, in der Regel getrennt auf je einer Papille in die Dorsalwand der Cloake (Fig. 368 *Ut, P*). Nur bei der Gattung Bufo und Alytes fliessen beide Oviductenden in einen unpaaren Canal zusammen. — Bezüglich der Amphibiencloake verweise ich auf das Capitel über die Begattungsorgane.

In dem oben erwähnten aufgetriebenen Abschnitte der Tuben fügen sich die Eier, nachdem sie zuvor von Seiten der Eileiterdrüsen einen gallertigen Ueberzug erhalten haben, zu Ballen (Frösche) oder Schnüren (Kröten) zusammen.

Nach P. und F. SARASIN sind die Eier des den fusslosen Lurchen angehörigen, oviparen Epicrium glutinosum von besonderem Interesse, da sie ganz und gar an Sauropsideneier erinnern. Erstens sind sie oval und von auffallender Grösse (9 mm lang u. ca. 3 mm breit), zweitens besitzen sie einen mächtigen, strohgelben Dotter, der eine runde, weissliche Keimscheibe mit dunklerem Keimbläschen trägt. Ferner existirt die sogenannte Latebra und ihr Stiel wie im Vogelei. In den Oviducten werden sie von reichlichem Eiweiss umhüllt, und die zähe Umhüllungsmasse zieht sich an jedem Eipol zu Chalazen aus, wodurch die einzelnen Eier untereinander perlschnurartig verbunden werden. Die Eier werden in die Erde abgelegt und zwar so, dass alle Chalazen nach der Mitte des Eiklumpens zusammengebogen werden. Um den Eiklumpen herumgeschlungen liegt die Mutter, und übernimmt so, denselben gegen Feinde und Austrocknung schützend, selbst die Brutpflege. Um ganz ähnliche Verhältnisse handelt es sich nach O. P. HAY auch bei Amphiuma. Die Befruchtung erfolgt bei Epicrium innerlich, wie dies bei der starken Entwicklung der männlichen Begattungsapparate (vergl. diese) nicht anders zu erwarten ist. Die ganze Eifurchung verläuft im Innern des Mutterthieres. Sie ist eine meroblastische und spielt sich zunächst ausschliesslich in der Keimscheibe ab. Erst später schreitet die Zerklüftung von der Embryonalanlage auf den Dotter fort. Bezüglich der weiterhin sich abspielenden Bildungsvorgänge muss ich auf das SARASIN'sche Werk verweisen. Unwillkürlich erinnert der Furchungsprocess an denjenigen, welcher vom Reptilien- oder Vogelei bekannt ist. Der mächtige, reich vascularisirte Dottersack bleibt lange Zeit erhalten, erfährt eine eigenthümliche Zerklüftung und spiralige Verdrehung; er schwindet erst, wenn die Larve eine Länge von 6—7 cm erreicht hat. In diesem Stadium beginnen auch die äusseren Kiemen allmählich eine Rückbildung einzugehen. Die Thiere gehen ins Wasser, wo sie sich aalartig bewegen; sie besitzen nun weder äussere noch innere Kiemen, sondern nur ein äusseres Kiemenloch. Später wird das Wasserleben mit einem terrestrischen vertauscht.

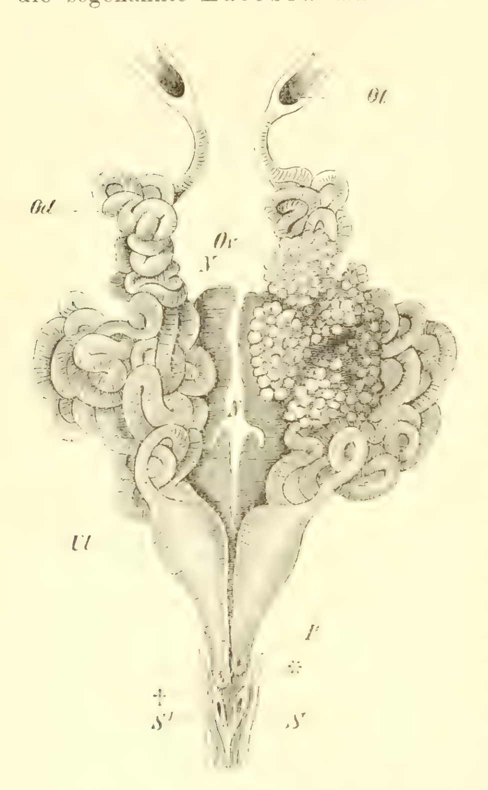


Fig. 368. Urogenitalapparat einer weiblichen Rana esculenta. *Ov* Ovarium (das Ovarium der anderen Seite ist entfernt), *Od* Oviduct, *Ot* Ostium tubae, *Ut* das aufgetriebene, uterusartige Hinterende des Oviductes, *P* Ausmündung desselben in die Cloake, *N* Niere, *S*, *S*[1] Ausmündungen der Ureteren in die Cloake, welche auf zwei, durch einen tiefen Intervall (†) voneinander getrennten Längsfalten (*) liegen.

Schliesslich sei hier noch einmal des schon öfters erwähnten Fett-

körpers[1]) gedacht, der bei allen Amphibien in der Nähe der Geschlechtsdrüsen vorkommt und der sich aus adenoider Substanz, Fett, Leukocyten und zahlreichen Blutgefässen aufbaut. Er muss zu den Geschlechtsdrüsen in sehr wichtigen physiologischen (ernährenden) Beziehungen stehen, denn nur so lässt es sich erklären, dass die aus langem Winterschlaf erwachenden und viele Monate lang ohne Nahrung gebliebenen Thiere sofort, d. h. häufig schon in den ersten Tagen des Frühlings, Tausende von Nachkommen zu erzeugen im Stande sind. Wahrscheinlich handelt es sich dabei auch noch um eine im Interesse der Ei-Ernährung erfolgende Histiolyse des Muskelgewebes, wie sie von W. N. Parker bei Protopterus, und von Miescher beim Salm nachgewiesen worden ist (Wiedersheim). Ganz dasselbe gilt wohl auch für viele Fische und Reptilien, und auch an die Winterschlafdrüse gewisser Säuger möchte ich hierbei erinnern (vergl. auch das Capitel über die Beziehungen zwischen Mutter und Frucht).

Reptilien und Vögel.

Die das Urogenitalsystem der Anamnia und Amnioten betreffenden Unterschiede habe ich schon in der entwicklungsgeschichtlichen Einleitung hervorgehoben, sodass ich hierauf nicht mehr zurückzukommen brauche.

Bei den Sauropsiden richtet sich die Form der Geschlechtsdrüsen im Allgemeinen nach derjenigen des Körpers. So werden wir sie bei Cheloniern mehr in die Breite, bei Schlangen und schlangenähnlichen Sauriern mehr in die Länge entwickelt finden. Im letzteren Falle — und dies gilt auch für die Lacertilier — zeigen sie insofern ein asymmetrisches Verhalten, als sich die Organe beider Seiten aneinander gewissermassen vorbeischieben und dadurch, statt nebeneinander, theilweise hintereinander zu liegen kommen.

Dadurch gewinnt jeder Eierstock einen genügenden Raum zu seiner Entfaltung, und in jenen Fällen, wo es sich um die Entwicklung sehr grosser Eier handelt, kommt es sogar zum allmählichen Schwund des Organes der einen Seite, sodass z. B. bei den Vögeln nur noch der linke Eierstock zur vollen physiologischen Function gelangt.

Jedes **Ovarium** der Reptilien stellt einen vom Bauchfell überzogenen, fibrösen Sack dar, dessen Lumen von einem reich vascularisirten Netz- oder Balkenwerk durchzogen und von Eiern erfüllt wird. In den so entstehenden Lymphkammern geht bei Reptilien[2]) wie bei den Anamnia die Eifollikelbildung das ganze Leben hindurch vor sich, und dies gilt auch für die Säugethiere (für den Menschen bis zu den klimakterischen Jahren).

Die Oviducte[3]), in deren Wand sich zahlreiche Muskelelemente und Drüsen für die Schalenbildung finden, besitzen stets ein sehr weites, trichterförmiges Ostium abdominale und sind häufig in zahl-

[1]) Der Fettkörper der Anuren soll sich nach Milnes, Marshall und E. J. Bles aus dem proximalen Abschnitt der Geschlechtsleiste bilden, welche schon in frühen Embryonalstadien einer fettigen Degeneration unterliegt.

[2]) Das Ureierlager findet sich bei der weiblichen Eidechse auf jeder Seite des Aufhängebandes vom Ovarium an der Dorsalfläche des letzteren.

[3]) Eine vorzügliche, auf die feineren histologischen Details des Sauropsiden-Oviductes, sowie auch namentlich auf die Beeinflussung des Eies seitens des Oviductsecretes eingehende Arbeit verdanken wir Maria Sacchi (vgl. das Literaturverzeichniss).

reiche Querfalten gelegt. Zur Fortpflanzungszeit gewinnen sie an Umfang und erzeugen bei Vögeln viele Windungen[1]).

Von der Urniere und dem WOLFF'schen Gange erhalten sich bei weiblichen Reptilien in der Regel nur sehr spärliche, in fettiger Degene-

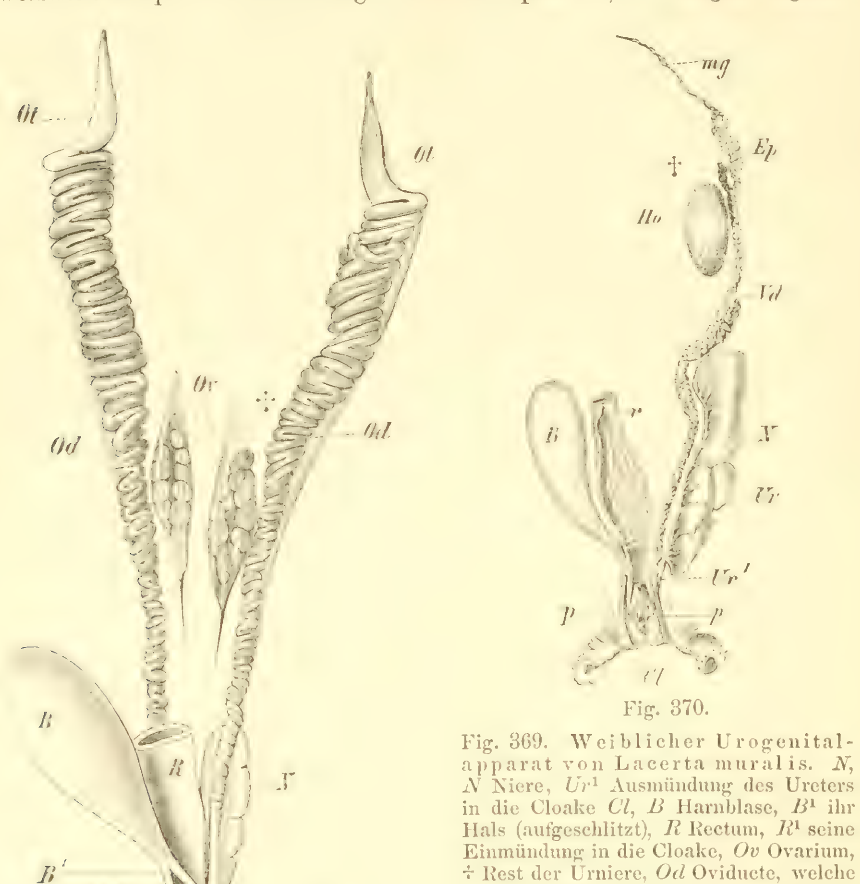


Fig. 369. Fig. 370.

Fig. 369. Weiblicher Urogenitalapparat von Lacerta muralis. *N*, *N* Niere, *Ur*¹ Ausmündung des Ureters in die Cloake *Cl*, *B* Harnblase, *B*¹ ihr Hals (aufgeschlitzt), *R* Rectum, *R*¹ seine Einmündung in die Cloake, *Ov* Ovarium, ÷ Rest der Urniere, *Od* Oviducte, welche bei *Od*¹ in die Cloake münden, *Ot* Ostium tubae.

Fig. 370. Männlicher Urogenitalapparat von Anguis fragilis nach F. LEYDIG. *Ho* Hoden, † der sogenannte goldgelbe Körper (Nebenniere), *Ep* Nebenhoden, *Vd* Vas deferens, *p*, *p* Ausmündung des mit dem Ureterende (*Ur*, *Ur*¹) vereinigten Vas deferens auf einer Papille der dorsalen Cloakenwand *Cl*, *B* Harnblase, *r* Rectum, *N* Niere, *mg* Rudiment des MÜLLER'schen Ganges.

---

[1]) Nicht selten kommt bei Vögeln eine Art von Hermaphroditismus („Androgynie, Hahnenfedrigkeit") zur Beobachtung. In diesem Fall nimmt dann ein weibliches Thier Gewohnheiten (Stimme, Aeusserung des Begattungstriebes etc.) des männlichen an. Hand in Hand damit gehen Structuränderungen der Geschlechtsorgane, wie vor Allem des Eierstockes, welcher keine Geschlechtszellen mehr aufweist; daneben treten aber auch Kamm-, Sporenbildungen und Gefiederfärbungen nach Art des Männchens auf. Ein wahres anatomisches Zwitterthum ist bei Vögeln (Fringilla caelebs) von M. WEBER mit Sicherheit nachgewiesen (Zool. Anzeig. Jahrg. XIII. 1890).

ration begriffene Reste von gelbbrauner Farbe. Dieselben entsprechen dem Nebenhoden des Männchens und liegen in asymmetrischer Anordnung, d. h. nur in einer Reihe zwischen Oviduct und Wirbelsäule. Bei weiblichen Ophidiern, Cheloniern und Ascalaboten erhält sich der WOLFF'sche Gang in grösserer Ausdehnung, als bei Sauriern.

Die **Hoden** der Sauropsiden stimmen in ihrer Lage mit den Ovarien überein (Fig. 369, 370) und nehmen wie diese zur Fortpflanzungszeit an Umfang zu.

Sie stellen compacte, ovale, rundliche oder birnförmige Gebilde dar (Fig. 370 *Ho*) und bestehen aus einem Convolut vielfach gewundener Samencanälchen, die durch fibröses Gewebe zusammengehalten werden. Bei Vögeln finden sich häufig Grössenunterschiede zwischen rechts und links. Am lateralen Hodenrand liegt bei Reptilien (Lacerta, Anguis) der als Nebenniere zu deutende „goldgelbe Körper", und an derselben Stelle sieht man Quercanäle aus dem Hoden hervor- und in den Nebenhoden eintreten (Fig. 370 *Ep*).

Letzterer besteht ebenfalls aus vielfach verschlungenen Canälchen, und aus diesen geht endlich das gerade verlaufende, oder mehr oder weniger stark gewundene Vas deferens (WOLFF'scher Gang) hervor (Fig. 370 *Vd*) und bricht bei Vögeln mit selbständiger Oeffnung in die Cloake durch. Bei Lacertiliern fliesst es kurz vor seinem Durchbruch mit dem hintersten Ende des Ureters zusammen.

Die männlichen Tuben sind stets nur in Rudimenten vorhanden, stimmen aber in ihrer Lage genau mit den weiblichen überein. Ihr Lumen ist häufig von Strecke zu Strecke unterbrochen, doch kann das Ostium abdominale offen sein (Emys europaea) [1]).

Säuger.

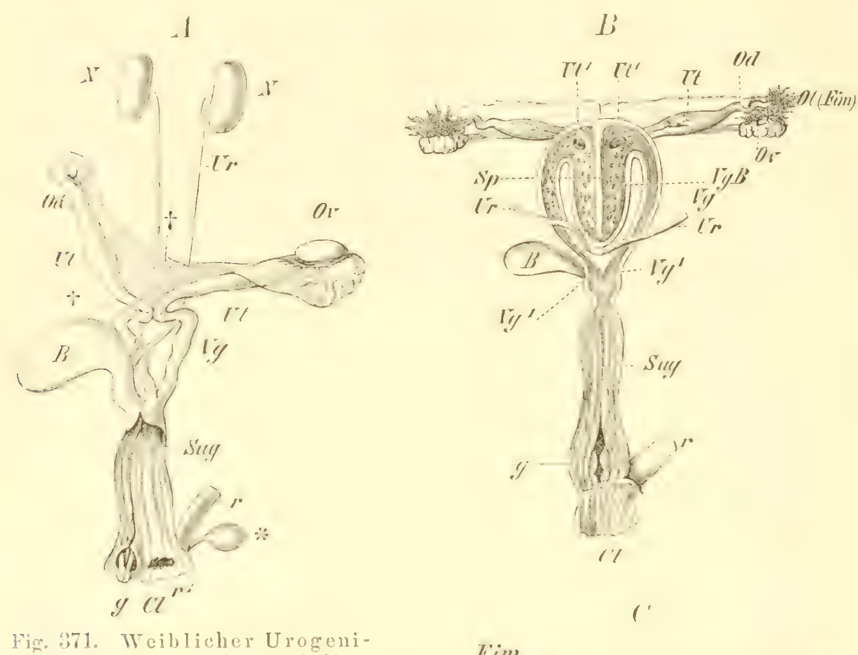
Bei Säugern erstreckt sich der Geschlechtsapparat nie mehr durch die gesammte Leibeshöhle, wie wir dies bei niederen Wirbelthiergruppen constatiren konnten, sondern er ist auf die Lenden- und Beckengegend beschränkt. Dazu kommt, dass es sich hier, im Zusammenhang mit den innigen, früher schon erörterten Beziehungen zwischen Mutter und Frucht, um eine viel reichere Differenzirung der Geschlechtsorgane handelt, als dies bei den übrigen Wirbelthierklassen der Fall ist. Der Uebergang ist jedoch kein ganz unvermittelter, insofern sich bei den niedersten Formen der Säugethiere, d. h. bei **Schnabel-** und **Beutelthieren**, manche Anklänge an die Vögel und Reptilien finden.

Dahin gehört, was die ersteren betrifft, der ovipare Charakter, ferner die traubige Beschaffenheit des linkerseits stärker entwickelten Ovariums, und die Fortdauer einer

---

[1]) Dann und wann finden sich, wie HOWES gezeigt hat, bei männlichen Lacertiliern, wie z. B. bei Lacerta viridis, beide Oviducte mit weitem Ostium abdominale in ebenso starker Entwicklung, wie im weiblichen Geschlecht. Wie bei letzterem, so übertrifft dann auch beim Männchen der rechte Oviduct den linken. Das cloakale Ende des linken Oviductes scheint, wie dies auch bei männlichen Selachiern beobachtet ist, hier als Samenblase zu fungiren. Der Hoden zeigt [im Gegensatz zu gewissen Amphibien (s. diese)] keine hermaphroditische Structur, sondern besitzt alle Attribute einer männlichen Geschlechtsdrüse.

Cloake, ferner das Getrenntbleiben der MÜLLER'schen Gänge. Letzterer Punkt, welcher auch für die Marsupialier¹) zutrifft, verdient seiner hohen morphologischen Bedeutung wegen eine ganz besondere Beachtung.



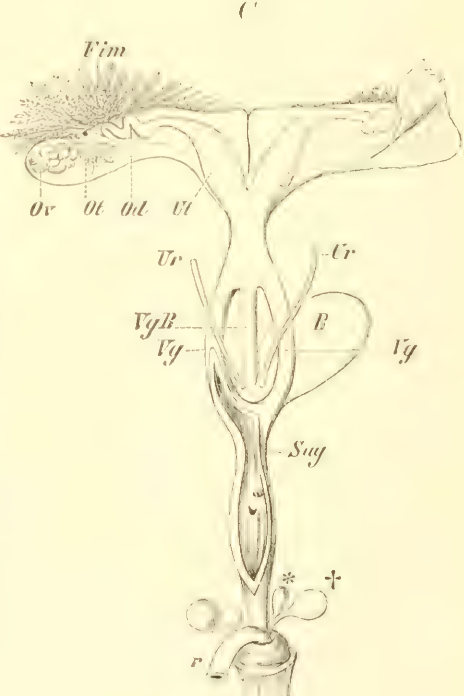


Fig. 371. Weiblicher Urogenitalapparat der Marsupialier. A von einer jungen Didelphys dorsigera. B von Phalangista vulpina, Längsschnitt. C von Phascolomys Wombat. Sämmtliche Figuren nach A. BRASS. *N*, *N* Nieren, *Ur* Ureteren, *Ov* Ovarium, *Ot* Ostium tubae, (Fimbrien *Fim*), *Od* Oviduct, *Ut* Uterus, *Ut*¹ Einmündung des Uterus in den Vaginalblindsack *VgB*. † Abbiegungsstelle des Uterus von der Vagina *Vg*, *Vg*¹ Einmündung derselben in den Sinus urogenitalis *Sug*, *B* Harnblase, *v* Rectum, welches bei *r*¹ in die Cloake *Cl* einmündet, *g* Geschlechtsglied, † * Rectaldrüsen.

¹) Die herbivoren Beutelthiere erweisen sich durch die eigenartige Ausbildung ihres Urogenitalapparates als ein Seitenstamm, mit welchem eine Verknüpfung der Organisation höherer Säugethiere unmöglich ist. Die Volumzunahme des Vaginalblindsackes, die Verkürzung des Sinus urogenitalis und die damit parallel laufende Verlängerung der Vaginae, der Verlust einer Cloake scheiden sie scharf von den Raubbeutlern.

Es handelt sich, wie oben schon angedeutet, um die Fortdauer phyletisch und ontogenetisch niederer Zustände, und ich will deshalb die Verhältnisse der Didelphiden, welche den Monotremen am nächsten kommen, etwas eingehender beschreiben (Fig. 371 A).

Die von den Oviducten (*Od*) durch eine Anschwellung deutlich abgesetzten Uteri (*Ut*) treten mit ihren verjüngten Hinterenden in der Mittellinie bis zu unmittelbarer Berührung zusammen. An dieser Stelle (Fig. 371 **A** †) sind sie durch ein deutliches Orificium uteri jederseits von einem weiter nach hinten liegenden Abschnitte des Müller-schen Ganges, den man als **Vagina** bezeichnet, abgesetzt. Die beiden Vaginae (*Vg*) erzeugen eine nach oben gerichtete, henkelartige Krümmung, laufen dann nach hinten und senken sich in den langen Urogenitalsinus (*Sug*) ein. Die Ureteren (*Ur*) laufen hier, sowie bei allen übrigen Marsupialiern, bei denen eine ähnliche Anordnung der Vaginen auftritt, durch das von letzteren gebildete Thor hindurch zur Blase (*B*).

Von diesen Verhältnissen aus lassen sich die weiblichen Geschlechtsorgane dieser ganzen Thiergruppe leicht beurtheilen. So kann man sich z. B. gut vorstellen, wie sich bei Beutlern von der Art der Phalangista vulpina und des Phascolomys Wombat (Fig. 371 **B** und **C**) die obersten Enden der knieförmig gebogenen Vaginen (vgl. Fig. 295 **A** †) im Laufe der Stammesgeschichte immer enger aneinanderlegten und dann anfingen, sich gegen den Sinus urogenitalis nach abwärts zu erstrecken. Dadurch kam es zur Bildung eines Vaginalblindsackes (Fig. 371, **B**, **C** *Vg B*), der bei weiterer Längenentwicklung schliesslich auf die obere Wand des Sinus urogenitalis treffen und jene — unter Erzeugung einer sogenannten dritten Vagina — durchbrechen musste. Dieser Zustand ist bei Macropus Benetti und Billardieri erreicht.

Was nun die über den Marsupialiern stehenden monodelphen Säugethiere betrifft, so kommt es in der weitaus grösseren Mehrzahl der Fälle durch Verschmelzung des hinteren Abschnittes der Müller'schen Gänge zu einer unpaaren Vagina und eine Cloake existirt nur in der Embryonalzeit. Jene Verschmelzung der Müller'schen Gänge kann nun aber auch weiter fortschreiten, und, je nach dem verschiedenen Grade der Verschmelzung, resultiren daraus die allerverschiedensten Formen des Uterus, wie dies auf Fig. 372 **A**—**D** dargestellt ist. Man spricht von einem **Uterus duplex, bicornis, bipartitus** etc.[1]). Die Primaten besitzen einen Uterus simplex (Fig. 372 **B**), und in diesem Falle prägt sich die ursprüngliche paarige Anlage der Müller'schen Gänge nur noch in den Oviducten aus. Letztere besitzen eine sehr verschiedene Form und sind an ihrem freien Ende (Ostium abdominale)[2]) häufig mit fransenartigen Anhängen besetzt. Die Ureteren umgreifen, im

---

[1]) Auf Grund dieser Thatsachen fallen die beim Menschen hie und da vorkommenden „Missbildungen" der weiblichen Geschlechtswege unter den Begriff von Hemmungsbildungen resp. von Rückschlägen.

[2]) Bei den Tuben mit den zuweilen vorkommenden, mehrfachen abdominalen, oft auch mit Fimbrien besetzten Ostien handelt es sich offenbar insofern um eine Bildungshemmung, als nur ein partieller Abschluss der von der Cölomwand aus sich entwickelnden, ursprünglich rinnenförmigen Anlage des Müller'schen Ganges erfolgt. Schwieriger sind die Fälle zu erklären, wo es sich um „Nebeneileiter", d. h. um röhrenförmige Abzweigungen vom Tubencanal handelt, an deren Ostium abdominale, wie an der eigentlichen Tube, ein Fimbrienbesatz bestehen kann.

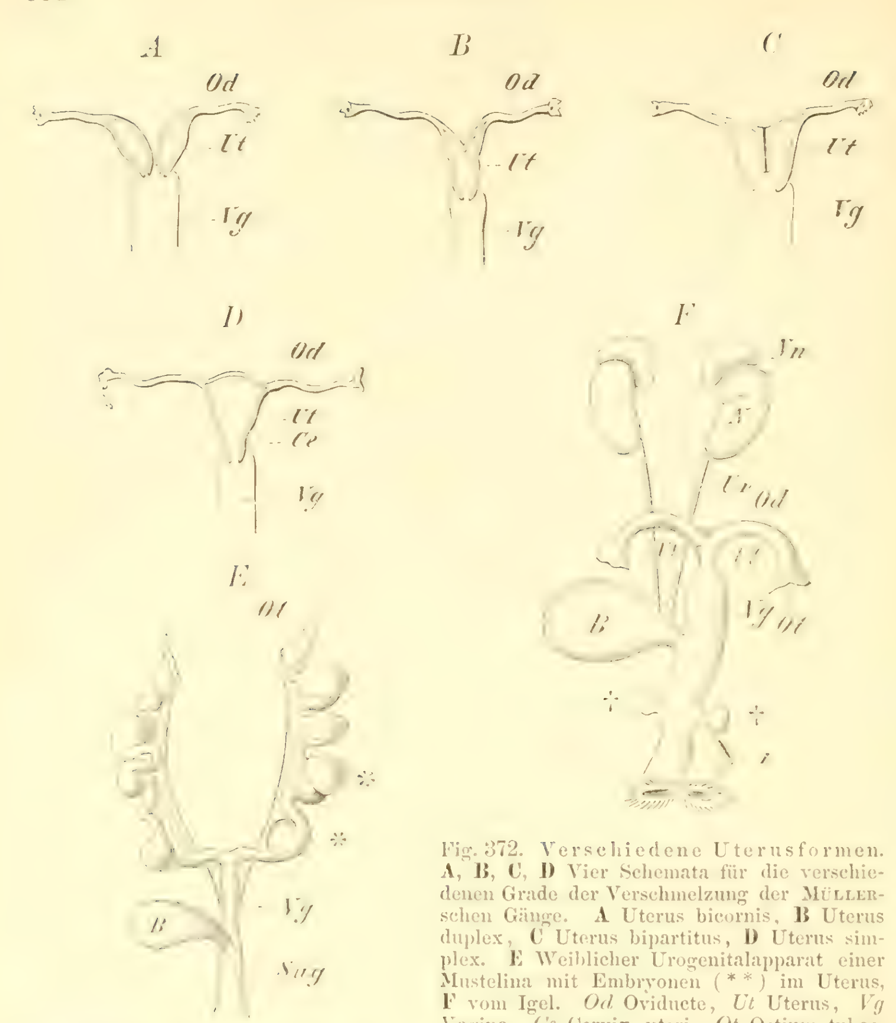


Fig. 372. Verschiedene Uterusformen. **A**, **B**, **C**, **D** Vier Schemata für die verschiedenen Grade der Verschmelzung der MÜLLER-schen Gänge. **A** Uterus bicornis, **B** Uterus duplex, **C** Uterus bipartitus, **D** Uterus simplex. **E** Weiblicher Urogenitalapparat einer Mustelina mit Embryonen (* *) im Uterus, **F** vom Igel. *Od* Oviducte, *Ut* Uterus, *Vg* Vagina, *Ce* Cervix uteri, *Ot* Ostium tubae, † † Accessorische Geschlechtsdrüsen, *r* Rectum, *Sug* Sinus urogenitalis, *N*, *Nn* Nieren und Nebennieren, *Ur* Ureteren, *B* Harnblase.

Gegensatz zu den Verhältnissen bei Marsupialiern, den Genitalschlauch stets von der Aussenseite[1]).

---

[1]) Die ursprüngliche Uterusmuskulatur ist eine continuirlich von den Tuben auf den Uterus und die Scheide sich fortsetzende Ringmuskulatur. Sie ist die primitive Muskulatur der MÜLLER'schen Gänge. Zu dieser gesellt sich eine dem Ligamentum latum angehörige Längsmuskulatur, welche in ihrem ganzen Verlauf stets der Serosa folgt. Dieselbe ist bei niederen Formen mit langen Uterushörnern sehr stark entwickelt, beim Affenuterus erheblich schwächer, beim menschlichen Organ nur noch rudimentär. Auf die Tuben setzt sich diese Muskulatur entweder gar nicht oder nur eine Strecke weit fort.

Auf die Scheide geht sie für gewöhnlich so wenig über, wie das Peritoneum. Zwischen den beiden erwähnten Muskelschichten liegt die eigentliche, aus grossen Blutbahnen bestehende Gefässschicht; dieselben werden von wechselnd starken Zügen glatter Muskelfasern eingeschlossen, welch letztere beim Menschen gänzlich

Bei den Rodentia weisen noch gewisse Verhältnisse auf niedere Zustände zurück, wie sie bei Beutlern getroffen werden. Dahin gehört z. B. die Thatsache, dass die Ausmündungen der Vagina, der Urethra und des Rectums, wenn sie auch unter sich getrennt sind, da und dort noch (z. B. bei Castor fiber und Cavia) von einer gemeinsamen, mehr oder weniger hohen Hautfalte umwallt werden (Andeutung einer früheren Cloake). Ferner spricht das Vorkommen des Sinus urogenitalis, welcher bei etlichen Sciuromorpha constatirt ist, für die Annahme, dass derselbe den Stammvätern aller Nager zukam. Die Vagina muss früher doppelt gewesen sein, denn bei Lagostomus ist sie noch von einem medianen Septum durchzogen, und für eine ursprüngliche Vagina duplex spricht auch der Umstand, dass die Uterushörner bei sehr vielen Nagern (Lepus, Sciurus, Arctomys, Spalax etc.) mit zwei getrennten Oeffnungen in die einfache Vagina münden. Bei Mus, Cricetus, Arvicola, Cavia u. a. wurde der Uterus duplex durch Verwachsung der unteren Enden der Uterushörner in einen Uterus bipartitus umgewandelt, der nur mit einer Oeffnung in die unpaare Vagina mündet (Fleischmann).

Bei manchen Säugern, wie z. B. beim Menschen, findet sich an der Mündungsstelle der Scheide in den Urogenitalsinus eine sehr vielgestaltige Schleimhautfalte (**Hymen**). In topographischer Beziehung entspricht dieselbe, wie oben schon erwähnt, dem Colliculus seminalis (Caput gallinaginis) des männlichen Geschlechts.

Die **Ovarien** sind meistens klein, rundlich oder oval, an ihrer Oberfläche glatt, höckerig oder gefurcht. Die Stelle, wo die Gefässe und Nerven eintreten, besitzt keinen Bauchfellüberzug und wird als Hilus bezeichnet.

Bezüglich des feineren histologischen Verhaltens der Ovarien resp. der Eibildung verweise ich auf das früher Mitgetheilte.

Was die Lageverhältnisse des Ovariums zum Bauchfell betrifft, so bestehen bei den Säugethieren zahlreiche Unterschiede. Von einer einfachen Anlagerung an das Peritoneum oder einer nur sehr wenig tiefen Einsenkung in dasselbe (Kaninchen, Katze z. B.) bis zu einer vollständigen, das Ovarium einschliessenden Sackbildung, existiren alle Zwischenstufen. Im letzteren Fall, der z. B. für die Muriden gilt, ist der Ovarialsack vom Cölom vollständig abgekapselt und steht nur durch das Ostium tubae mit dem Uterus in Verbindung. So erscheint die Ueberleitung in die Tuben gesicherter als in den anderen Fällen, wo es sich in der Regel um eine weite Verbindung des peritonealen Ovarialsackes mit dem Cavum peritonei handelt. Der Grund für jene Einrichtung ist aber nicht klar, da es sich gerade bei Mäusen und Ratten um Thiere handelt, welche excessiv fruchtbar sind, sodass eigentlich keine Ursache für die Bildung jener gesicherten Eileitung vorliegt.

---

fehlen; bei Fledermäusen und Affen sind sie rudimentär, bei Raubthieren und Zweihufern dagegen stärker entwickelt.

Dem Menschen- und Chimpansenuterus eigen ist eine submucöse Längsmuskulatur, welche den Falten der Schleimhaut folgt und dieselben bilden hilft. Eine Submucosa und eine Muscularis mucosae existirt im thierischen Uterus so wenig als im menschlichen.

Die Schichtung der menschlichen Uterusmuskulatur, welch letztere ganz wesentlich aus der modificirten Ringmuskulatur hervorgegangen ist, ist so, wie sie bis jetzt angenommen wurde, eine willkürlich construirte und nur durch die starke Entwicklung der Gefässe bedingte (J. Sobotta).

In der Nachbarschaft der Ovarien, der Oviducte und des Uterus liegen die unter dem Namen des **Parovarium** bekannten Reste der Urniere. Es handelt sich gewöhnlich um kleine, blind geschlossene, netzebildende Schläuche, die durch einen Sammelgang unter sich in Verbindung stehen. Falls der damit im Zusammenhang stehende und in den Sinus urogenitalis einmündende Wolff'sche Gang bei weiblichen Thieren persistirt, so spricht man, wie oben schon erwähnt, vom **Gartner'schen Gang** (Fig. 350 H, *UNG*, *GG*).

Es ist vielleicht hier der passendste Moment, um des durch eine Duplicatur der Bauchhaut gebildeten Beutels, des Marsupiums, zu gedenken. Dieses liegt, wie das Scrotum beim Männchen, vor dem Genitalhöcker, und tritt, wie schon bei der Schilderung des Integumentes erörtert wurde, zuerst bei Schnabelthieren auf, und hat sich von hier auf die Marsupialier („Beutelthiere") fortvererbt[1]. Das Marsupium ist dazu bestimmt, das noch im Ei liegende (Monotremen) oder in gänzlich unreifem Zustand (Marsupialier) zur Welt kommende Junge aufzunehmen und so während der Lactation einen längeren Connex zwischen Mutter und Frucht zu vermitteln.

Je nach verschiedener Lebensweise des Thieres (kletternd, aufrecht stehend etc.) ist die durch einen Bauchhautmuskel (Sphincter marsupii) verschliessbare Oeffnung des Beutels nach vorne oder nach hinten gerichtet.

Der die Zitze des Mutterthieres fassende Saugmund der Marsupialier ist eine secundäre Bildung; er entsteht erst nach, vielleicht hie und da auch schon vor der Geburt durch eine theilweise Verwachsung des Epithels beider Lippenränder. Es handelt sich also dabei um einen Vorgang, der in histologischer Beziehung mit dem während des Embryonallebens stattfindenden Verschluss der Augenlider der Säugethiere vollkommen übereinstimmt. Später, wahrscheinlich unter dem Einfluss der sich ausbildenden Kaumuskeln und Mundbewegungen, lösen sich die Lippen wieder, und es bildet sich der definitive Mund aus, welcher sich wieder der Gestalt des embryonalen Mundes nähert, bevor ein Saugmund gebildet war. Letzterer erscheint demnach nur als eine temporäre Anpassungserscheinung.

Wenn man dabei noch die Persistenz der Urnieren, den noch unperforirten Penis, die noch sehr wenig entwickelten, meistens noch nicht in Function getretenen Sinnesorgane, die zum Zwecke der Befestigung an den mütterlichen Körper hervorgerufene, durchaus abweichende Entwicklungsart der Extremitäten, die nur mit sehr wenigen Lufträumen versehene Lunge etc. in Betracht zieht, so kann man sagen, dass die Beutelthiere, im Gegensatz zu allen andern Amnioten, ein aus Anpassungsverhältnissen hervorgehendes Larvenstadium mit provisorischen Organen durchlaufen (Leche).

Der aus dem Leistencanal der weiblichen Marsupialier hervortretende, dem männlichen (Cremaster) entsprechende Muskel (Theil des Transversus abdominis) strahlt jederseits kegelartig auf dem Milchdrüsenkörper aus, wobei er, sehnig werdend und in der Mittellinie mit Theilen des anderseitigen Muskels zusammentreffend, an allen Punkten der Peripherie des-

[1]) Auch bei männlichen Beutlern, welche ein gewisses jugendliches Alter nicht überschritten haben, finden sich Rudimente der Beutelfalten (Acrobata pygmaea Dasyurus viverrinus, Belideus breviceps, Perameles, Didelphys). Thylacinus zeigt im männlichen Geschlecht nichts Derartiges, beim Weibchen bleiben die Falten rudimentär.

selben angreift. Seine Function als Compressor mammae kann keinem Zweifel unterliegen. Bei seiner Wirkung — denn seiner Verlaufsrichtung nach ist er auch ein Retractor — wird das Mammarorgan gegen den Beutelknochen, das Epipubis, als an einen festen Stützpunkt gedrängt und so die Entleerung desselben noch befördert werden. In den jungen Embryonalstadien erstreckt sich ein kleiner Processus vaginalis in der Richtung des Muskels, schwindet aber später wieder vollkommen. In seinem Fundus inserirt das excessiv entwickelte Ligamentum rotundum uteri.

Die Befunde an weiblichen Carnivoren lassen sich denen der Marsupialier direct anreihen; schon die äussere Beschaffenheit der Bauchhaut (hellere Färbung, dünnere Behaarung der Milchdrüsengegend) verräth Anklänge an die Beutelthiere. Beim Hund (bei der Katze nicht mehr) zeigt der Bauchhautmuskel noch Reste des Sphincter marsupii, und das bei weiblichen Hunden und Katzen aus dem Leistencanal hervortretende Muskelbündel darf als letzter Rest eines Compressors gedeutet werden (KLAATSCH). (Vergl. später den Descensus testiculi.)

Was die **männlichen Geschlechtsorgane** der Säuger betrifft, so stimmen die **Hoden** bezüglich ihres locus nascendi mit den Ovarien bekanntlich überein. Während nun aber letztere in der weiteren Entwicklung in der Regel nur bis ins Becken herabwandern, können die Hoden eine weitere Verlagerung erfahren, welche man als Descensus testiculorum bezeichnet. Das Zustandekommen des Descensus hängt nicht nur mit der Geschichte des Hodens, gegeben durch die Resultate der wechselseitigen Einwirkung des Organs und seiner benachbarten Theile aufeinander, sondern auch mit den Beziehungen des Hodens zu anderen, ausser ihm gelegenen Organen enge zusammen.

Die Art und Weise der Hodenverlagerung und die dabei auftretenden Veränderungen der Bauchwand bieten bei den Säugethieren mannigfache Verschiedenheiten dar. Die Rückführung derselben auf einen einheitlichen Grundplan und ihre Ableitung im Einzelnen erscheint aber, wie H. KLAATSCH in einer gedankenreichen Arbeit gezeigt hat, gleichwohl möglich.

Die Verlagerung der Hoden, eine neue Erwerbung der Säugethiere darstellend, zeigt sich in ihrem ursprünglichen Verhalten bei Insectivoren und Nagern. Alles weist darauf hin, dass sie hier zunächst nur periodisch, und zwar bei erwachsenen Thieren, eintrat (Igel). Bis zur Zeit der Reife behalten die Hoden ihre ursprüngliche, intraabdominale Lage, nach Eintritt der Reife kommen sie in eine nach aussen vorgestülpte Parthie der inguinalen Bauchwand zu liegen. Zur Zeit der Brunst, kehren sie, ohne dass man sich über den betreffenden Mechanismus bis jetzt genaue Rechenschaft geben kann, jedesmal in die Bauchhöhle zurück.

Für die Hodenverlagerung von höchster Bedeutung ist der „Conus inguinalis“ (KLAATSCH). Dieses Gebilde zeigt sich am besten bei Muriden entwickelt und besteht aus einer nach innen eingestülpten, kegelförmigen Parthie der muskulösen Bauchwand, woran sich übrigens nicht alle drei seitlichen Bauchmuskeln, sondern nur der Obliquus internus und Transversus betheiligen. Die nach innen ragende Spitze oder wenigstens deren nächste Umgebung verwächst mit einem von KLAATSCH als Ligamentum inguinale oder Leistenband bezeichneten strangartigen Gebilde, welches nicht mit dem sogenannten

Leistenband der Urniere früherer Autoren zu verwechseln ist. Bei dem KLAATSCH'schen Ligamentum inguinale handelt es sich vielmehr um einen subperitonealen, aus glatten Muskelelementen bestehenden Strang, welcher bei beiden Geschlechtern jederseits von den sogenannten Genitalgängen entspringt und sich zur Regio inguinalis der Bauchwand, d. h. an jene Stelle begiebt, welche der späteren Apertura canalis inguinalis interna entspricht (Fig. 373).

Dieses Ligament, welches seine Parallele in anderen zahlreichen Differenzirungen der Cölommuskulatur (M. suspensorius duodeni, Muskulatur der Genitalgänge etc.) besitzt, geht von den Genitalgängen in der Nähe der Stelle ab, wo das Ligamentum testis resp. ovarii diese Gänge erreicht. Diese, nicht einmal überall genau zutreffende, Lagebeziehung hat zu der irrthümlichen Auffassung geführt, als ob diese Geschlechtsdrüsenbänder, die man als Ligamentum rotundum und als Gubernaculum zu bezeichnen pflegt, Hoden und Eierstock

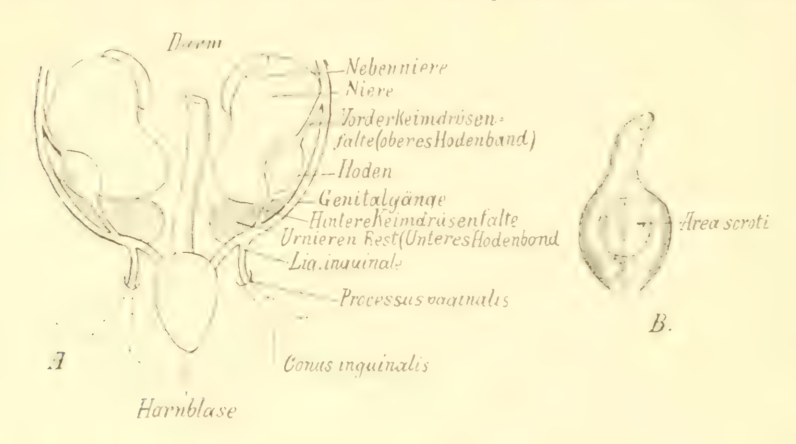


Fig. 373. A Verhältniss des embryonalen Urogenitalapparates der Säuger zur vorderen Bauchwand. Halbschematisch. B Penis und Scrotum eines 15 cm langen menschlichen Embryos. Areae scroti in der Mittellinie zusammenstossend. (Beide Figuren mit Zugrundelegung der Arbeit von H. KLAATSCH.)

mit der Inguinalgegend verbänden. Die Entwicklungsgeschichte beweist aber ihre selbständige Entstehung und ihre Unabhängigkeit vom Ligamentum inguinale.

Ausser jenen Geschlechtsdrüsenbändern wurde aber auch das Ligamentum inguinale sowie der Conus inguinalis (KLAATSCH's) von früheren Autoren als Leitband des Hodens beschrieben, sodass also mit dem Namen Gubernaculum die heterogensten Gebilde bezeichnet wurden.

Was nun den Descensus des Hodens bei Insectivoren und Nagern betrifft, so erfolgt derselbe unter handschuhfingerförmiger, durch Muskelcontraction bedingter Umstülpung des Conus nach aussen, sodass letzterer in diesem Fall mit Recht als Gubernaculum aufgefasst werden darf. Durch diese Umstülpung wird eine mehr oder weniger starke Vorwölbung des Integumentes erzeugt, die „Bursa inguinalis" (KLAATSCH). Diese Tasche, welche, wie der Conus zuvor, einen locus minoris resistentiae der Bauchhaut darstellt, besteht 1) aus der ausgestülpten Bauchhaut (**Scrotum, Hodensack**), 2) aus den

mitausgestülpten Bauchmuskeln, Mm. obliquus internus und transversus, (**Cremaster**)[1]) und 3) aus dem Verbindungscanal mit dem Cölom (**Canalis vaginalis**[2]) beim männlichen, **Canalis Nuckii** beim weiblichen Geschlecht).

Was ursprünglich beim erwachsenen Thier eintrat, wurde in immer frühere jugendliche (Maus) oder ontogenetische (Eichhörnchen) Stadien zurückverlegt.

Als zunächst an die Nager und Insectivoren anschliessende Formen würden solche zu betrachten sein, bei welchen der Descensus in der Jugend zwar periodisch eintritt, im höheren Alter aber durch Wegfall des Reditus testium zur Brunstzeit eine definitive Einrichtung wird. Wir kennen solche Formen, welche in der Prosimier-Primatenreihe gesucht werden müssen, bis jetzt noch nicht, allein das theoretisch Geforderte ist nahezu realisirt durch den Menschen. Bei diesem zeigt sich noch ontogenetisch unter der Form einer theilweise erfolgenden Wiedereinstülpung der Bursa und eines dadurch gebildeten Conus inguinalis eine Erinnerung an den periodischen Descensus, bezw. Reditus testium, wenn er hier auch nur noch einen rudimentären Vorgang darstellt.

Der zweite und definitive Descensus beruht auf einer Wiederausstülpung des Conus. Die Bursa inguinalis aber, einst (vergl. die Nager, Insectivoren u. a.) durch die Hodenverlagerung selbst bedingt, entsteht beim Menschen in einiger Entfernung vom Hoden selbständig und stellt das dar, was man als Genitalwülste oder als äussere Genitalfalten bezeichnet. Es ist also die Scrotalanlage hier zu einer festen und dauernden Einrichtung geworden, welche unter den Gesichtspunkt einer zeitlichen Verschiebung fällt, wie sie häufig in der Ontogenese zur Beobachtung kommt. Dasselbe gilt für Beutelthiere, Ungulaten und Carnivoren. Unter den Edentaten besitzen nur die Orycteropodidae ein Scrotum, in welches der Hoden zeitweilig eintritt. Bei Dasypus, Bradypus und Myrmecophaga liegt der Hoden abdominal, bei Manis subintegumental in der Inguinalgegend.

Bei den Monotremen fehlt ein Descensus testiculi.

---

[1]) Der Cremaster der Marsupialier, Carnivoren und Ungulaten erscheint fast ausnahmslos nur durch den Transversus gebildet. Der Obliquus ist geschwunden. Das Lumen der Bursa gegen die Bauchhöhle bleibt durchweg offen; es findet wohl nur beim Menschen einen Abschluss.

[2]) In früher Embryonalzeit kann man beim Menschen noch von keinem eigentlichen **Canalis inguinalis** sprechen. Ein solcher differenzirt sich erst später aus dem allgemeinen Bursa-Lumen, und auch dann erst kann von einem äusseren Leistenring die Rede sein. Letzterer verhält sich bei den verschiedenen Gruppen der Mammalien in der Formation der „Crura“ sehr verschieden, immer aber beruht er auf der mehr oder weniger stark sich entfaltenden sehnigen Parthie des M. obliquus externus, dessen Aponeurose übrigens nie durchbrochen wird, sondern stets unter grösserer oder geringerer Auflockerung ihrer Fasern als „Cooper'sche Fascie“ scheidenartig auf die Bursa resp. auf ihren als „Samenstrang“ erscheinenden Stiel fortgesetzt wird. Bei manchen Prosimiern ist der M. obliquus externus an der betreffenden Stelle noch muskulös. Die dem M. obliquus externus angehörende Muskelschicht ist — wie dies ja auch schon bei Nagern angedeutet ist — bei den Prosimiern und den Affen der alten Welt fast vollständig reducirt oder ganz geschwunden; bei den Platyrhinen und beim Menschen ist sie besser erhalten, sodass sich diese vom ursprünglichen Zustand weniger weit entfernt haben. Besser erhalten ist in der Regel die dem Transversus angehörende Schicht, welche sogar beim neugeborenen Menschen zuweilen noch als allseitige Hülle erscheint. Gleichwohl fällt auch diese Schicht, wie die zahlreichen individuellen Schwankungen zeigen, allmählich der Reduction anheim.

Die Thatsache, dass die Scrota bei Marsupialiern weit vor dem Penis liegen, verliert durch den Nachweis principiell gleicher Bildungsvorgänge, wie sie den Descensus begleiten, sehr an Bedeutung und lässt sich durch secundäre Wachsthumserscheinungen, wie sie bei Rinds- und Carnivorenembryonen auftreten, erklären. Es handelt sich dabei um ein längeres, bauchwärts gerichtetes Wachsthum des Penis, welcher, zwischen den Scrotalhälften allmählich nach vorne sich schiebend, in das Integument des Bauches eingebettet wird, während die Scrotalanlagen hinten um den Penis herum wachsen und sich in der Medianlinie vereinigen. Vielfach werden die Hoden auch in der Prosimier-Primatenreihe vor dem Penis getroffen.

Bei der Frage nach der (phyletischen) Ursache des Descensus testiculorum können, nach der Auffassung H. Klaatsch's, keine anderen Einrichtungen in Betracht kommen, als die Mammarorgane, welche in Form einer etwa kreisförmig begrenzten, durch Drüsen und glatte Muskulatur charakterisirten Hautparthie (Area)[1]) zuerst in der Leistengegend sich differenzirend, eine tiefgreifende Einwirkung auf die Bauchwand gewannen. Es folgte, wie die Monotremen zeigen, nach Klaatsch's Meinung schon sehr frühzeitig in der Vorfahrenreihe der Säuger eine Uebertragung der Mammarorgane vom weiblichen Geschlecht auf das männliche, sodass sie auch hier eine Wirkung auf tiefere Theile der Bauchwand ausgeübt haben. Diese bestand darin, dass das bei Monotremen bereits mächtige Drüsenorgan die seitlichen Bauchmuskeln an einer mehr oder weniger scharf umschriebenen Parthie einstülpte, wodurch es zur Differenzirung eines Compressors des Mammarorganes aus dem M. transversus heraus kam. Dieser, einen primitiven Conus inguinalis repräsentirend, erhielt sich bei Beutlern im Interesse der extrauterinen Ernährung des unreifen Jungen, während er bei Placentaliern in Anpassung an die andere Art der Brutpflege hinfällig wurde. Periodisch, wie die Grössenschwankungen des Drüsencomplexes, musste sich auch die Entfaltung des Conus in das Lumen der Bauchhöhle hinein gestalten. Der männliche Conus gewann Beziehungen zur männlichen Keimdrüse, für deren periodische Dislocation (nach der Stelle des Locus minoris resistentiae hin) die grossen, periodischen, mit dem Geschlechtsleben verbundenen Volumschwankungen von Bedeutung wurden. Für die Ovarien kommen letztere Momente nicht in Betracht; ihre Excursionsfähigkeit ist in Folge ihrer Lagebeziehungen zu den Müller'schen Gängen und ihren Derivaten eine ungleich geringere, auch unterliegen sie keinen so starken Volumschwankungen.

Das eigentliche Wesen, d. h. die erste Ursache des Des-

[1]) Mit anderen Worten: die Area wurde auch auf das männliche Geschlecht übertragen und lässt sich hier auf der Höhe des Scrotums (Area scroti) in den Jugendstadien aller Säuger incl. Mensch als eine circumscripte, runzelige, spärlich behaarte Hautparthie, welche später mit ihrem Gegenstück in der Mittellinie zusammenstösst, nachweisen. Die zahlreichen glatten Muskelfasern, welche als Tunica dartos bezeichnet werden, entsprechen der glatten Muskellage des Drüsenfeldes der Monotremen. Die Area scroti ist bei allen Säugethieren dadurch ausgezeichnet, dass die Haare auf dicht aneinander gedrängten Warzen sitzen, welche dadurch dem Feld eine eigenthümliche Beschaffenheit verleihen. Die Haare sind mit sehr kleinen Talgdrüsen ausgestattet; weit stärker sind die Knäueldrüsen, welche neben einzelnstehenden Haaren ausmünden. Beim Menschen treten die tubulösen Drüsen mehr zurück.

census, bleibt dabei allerdings unaufgeklärt, und dies gilt vor Allem für das Lig. inguinale. Sein Zusammenhang mit dem Uterus, seine periodische Grössenzunahme bei der Schwangerschaft, und namentlich seine nahe Beziehung zum Conus inguinalis und damit zum Mammarorgan, machen es übrigens sehr wahrscheinlich, dass dies Gebilde zuerst beim weiblichen Geschlecht entstand und mit den anderen zum Mammarorgan gehörigen Einrichtungen auf das männliche Geschlecht übertragen wurde.

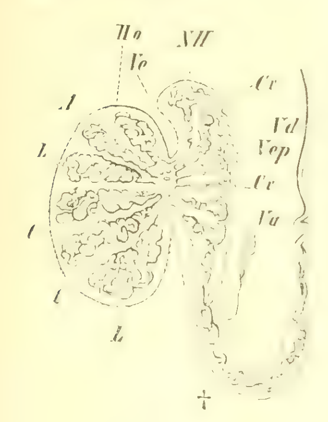


Fig. 374.

Fig. 374. Schematische Darstellung des Säugethierhodens. *Ho* Hoden, *NH* Nebenhoden, *Vd* Vas deferens, *A* Albuginea des Hodens, welche nach einwärts die Trabekeln *t*, *t* und das Corpus Highmori (†) erzeugt, *L*, *L* Läppchen der Samencanäle, *Ve* Vasa efferentia testis (Rete Halleri), *Cv* Coni vasculosi, die durch den Sammelgang *Vep* untereinander verbunden werden, *Va* Vas aberrans.

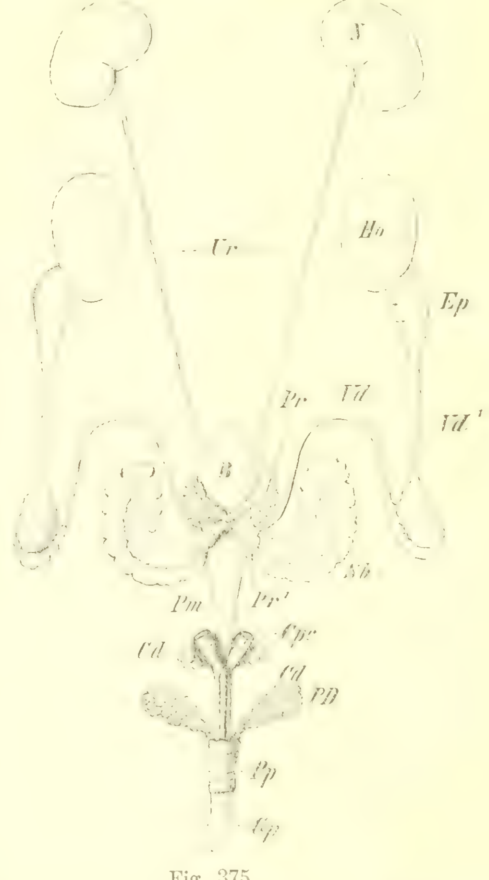


Fig. 375.

Fig. 375. Männlicher Urogenitalapparat des Igels. *N* Niere, *Ur* Ureter, *B* Harnblase, *Pm* Pars membranacea der Harnröhre, *Cpc* Corpora cavernosa, *Pp* Praeputium, *Gp* Glans penis, *PD* Präputialdrüsen, *Cd* Cowper'sche Drüsen, *Pr*, *Pr*[1] die verschiedenen Lappen der Prostata, *Sb* Samenblasen, *Ho* Hoden, *Ep* Epididymis, *Vd*, *Vd*[1] Vas deferens.

Was die Form der Hoden anbelangt, so handelt es sich in der Regel um ovale oder rundlich-ovale Gebilde, welche bezüglich ihrer Grösse häufig (wie z. B. bei Nagern und Insectivoren) periodischen, nach der Brunstzeit sich richtenden, Schwankungen unterliegen. Abgesehen aber davon stehen sie bezüglich ihrer Grösse überhaupt nicht immer in geradem Verhältniss zu derjenigen des Körpers.

Die fibröse Aussenhülle (Fig. 374 *A*) schickt häufig, aber nicht immer, Ausläufer (Trabekeln) ins Innere (*t*, *t*). Dadurch werden

die Samencanälchen in lappenartige Portionen gesondert (*L, L*), und zugleich entsteht ein Gitterwerk (Corpus Highmori †), durch welches das Rete Halleri, d. h. die Vasa efferentia testis (*Ve*) in den Nebenhoden (*NH*) übertreten. Hier angelangt, ballen sich die Samencanälchen zu den sogenannten Coni vasculosi, und diese werden durch einen Sammelgang, das Vas epididymidis, untereinander verbunden (Fig. 374 *Cv, Cv, Vep*). Aus dem letzten Conus vasculosus geht dann das Vas deferens hervor (*Vd*) und dieses erzeugt an seinem Ende, kurz bevor es sich in den Sinus urogenitalis einsenkt, drüsenartige Ausstülpungen (Vesiculae seminales) (Fig. 375 *Sb*), von welchen später noch weiter die Rede sein wird (s. d. Copulationsorgane).

Jenseits von dieser Stelle werden die Samenleiter als Ductus ejaculatorii bezeichnet.

Ausser ihnen münden bei manchen Säugern Rudimente der MÜLLERschen Gänge in den Sinus urogenitalis (vgl. die entwicklungsgeschichtliche Einleitung).

Beim Menschen erhält sich nur das unterste (hinterste) Ende derselben, und zwar unter der Form eines unpaaren, in eine accessorische Geschlechtsdrüse, die **Prostata**, eingebetteten Bläschens (Uterus masculinus).

Die Glandula prostatica s. Prostata, welche den Sinus urogenitalis mehr oder weniger vollkommen umgiebt, besteht aus Drüsenschläuchen, die durch fibröses und muskulöses Gewebe vereinigt werden und die ihr Secret in den Urogenitalsinus entleeren.

Begattungsorgane.

Die Begattungsorgane der Wirbelthiere gehören mehreren untereinander morphologisch nicht vergleichbaren Typen an. Dem einen begegnen wir bei den Selachiern, einem anderen bei den Cyprinodonten, einem dritten bei den Coecilien.

Unter den Amnioten bestehen zwei verschiedene Typen, von welchen der eine auf die Saurier und Schlangen beschränkt ist, während der andere eine weite Verbreitung hat, insofern er (mannigfach modificirt) bei den Schildkröten, Crocodilen, manchen Vögeln und bei den Säugethieren gefunden wird.

Bei männlichen **Petromyzonten** findet sich am Rand der Cloakenöffnung ein Organ, das auf den ersten Blick einem Penis sehr ähnlich sieht. Bei genauerer Prüfung aber erkennt man, dass es sich dabei um eine unter der Herrschaft eines besonderen Muskels[1]) stehende, Ausstülpung der Körperwand, gewissermassen um eine röhrenartige Verlängerung des Porus abdominalis, handelt. Ob jenes Gebilde als ein Copulationsorgan zu deuten ist, steht dahin.

Bei **Selachiern** männlichen Geschlechts wird ein modificirter Abschnitt der Bauchflosse als Copulationsorgan[2]) verwendet („Pterygopodium"). Es handelt sich um eine Anzahl beweglich untereinander verbundener, von einer Rinne durchzogener Knorpelstückchen, die aus Flossenstrahlen hervorgegangen zu denken sind. Diese werden in zusammengeklapptem Zustand in die weibliche Cloake

---

[1]) Der Muskel ist ein Derivat der Somiten (A. DOHRN).

[2]) Das Pterygopodium dient gleichzeitig als Locomotionsorgan.

und von hier aus weiter in den Eileiter eingeschoben; dort werden sie durch einen besonderen Muskelmechanismus ausgebreitet, worauf der Samenerguss in den auf diese Weise künstlich erweiterten Oviduct erfolgt. In Verbindung mit diesem, nach Art gewisser chirurgischer Instrumente gebauten Apparat steht eine von Muskelfasern umspannte tubulöse Drüse, welche durch eine sackartige Einsenkung des Integumentes gebildet wird und die in ihrem histologischen Verhalten an die Bürzeldrüse der Vögel erinnert.

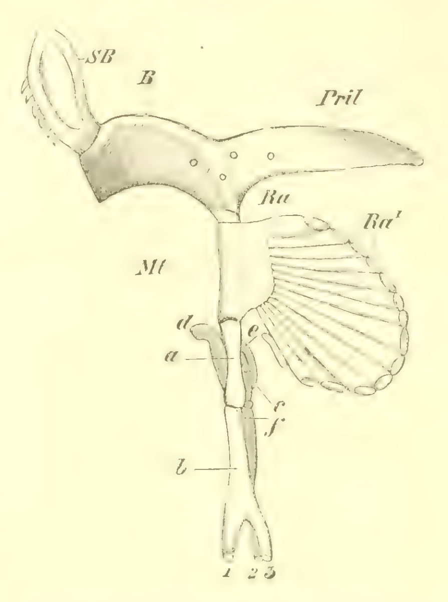


Fig. 376. Beckengürtel und Bauchflosse einer männlichen Chimaera monstrosa. Ventrale Ansicht. Nach DAVIDOFF. *B* ventraler, *Pril* dorsaler Beckentheil (Processus iliacus), *SB* Sägeplatte, *Mt* Metapterygoid, *Ra* Randstrahl (Propterygium), *Ra*[1] Radien des Metapterygoids, *a—f* Gliedstücke des Basalanhanges, *1*, *2*, *3* Endglieder des zweiten Stückes (*b*) vom Basalanhang.

Ob das von BROCK bei dem zur Familie der Siluroiden gehörigen Plotosus anguillaris nachgewiesene drüsige und zugleich erectile Organ, welches hinter der Urogenitalpapille seine Lage hat, zur Geschlechtsfunction in irgend welcher Beziehung steht, ist vor der Hand noch nicht sicher zu entscheiden, wenn auch die Wahrscheinlichkeit hierfür eine sehr grosse ist.

Beim Männchen der brasilianischen Teleostiergattung Girardinus ist die Analflosse durch die Entwicklung eines terminalen Zangenapparates und anderer Modificationen zu einem Copulationsorgan umgebildet, womit sich das Männchen während der Begattung am Weibchen festhält (H. v. JHERING).



Fig. 377. Zwei Katzenhaie in der Begattung begriffen. Nach H. BOLAU.

Von anderen Gattungen mit ähnlichen Einrichtungen ist bei Knochenfischen wenig bekannt; bei manchen Cyprinodonten kommen Umbildungen der Analflossen vor.

Bei den **Amphibien** verdient die Cloake der Urodelen eine genauere Besprechung.

Die Cloakenhöhle des weiblichen Triton taeniatus — um wenigstens ein Beispiel anzuführen — stellt einen unpaarigen Spaltraum dar, der von einer Duplicatur der äusseren Haut, den Cloakenlippen, umfasst wird. Der dorsale Abschnitt wird durch eine Falte in zwei symmetrische Hälften getheilt. Eine von der vorderen Commissur der Cloakenspalte aus nach hinten vorspringende Falte scheidet auch den vorderen Theil des ventralen Abschnittes des Cloakenraumes in zwei symmetrische Hälften. Der vordere Theil der Cloake zerfällt demnach in einen dorsalen paarigen, einen mittleren unpaarigen und einen ventralen paarigen Abschnitt. Der hintere Theil der Cloake ist nur in seinem dorsalen Abschnitt unvollständig in zwei Hälften geschieden, im übrigen unpaarig. In die Cloakenhöhle münden von vorne her der Enddarm, die Eileiter und die Harnleiter ein. Die Seitenwände der Cloakenhöhle sind von Rinnen durchfurcht, in deren Bereich zahlreiche Schläuche in bestimmter Gruppirung ausmünden, die als Receptaculum seminis fungiren. Auf jeder Seite liegen 15 solcher Schläuche, und jeder derselben ist zur Brunstzeit mit Spermatozoën erfüllt. Es verhält sich also Alles ganz so wie bei Salamandra (v. Siebold).

Bei den männlichen Tritonen sind die Cloakenlippen und die dorsale Wand der Cloakenhöhle von Drüsen vollständig durchsetzt. Diese Drüsen sind besonders stark während der Brunstzeit entfaltet und wölben alsdann die Cloakenlippen mächtig hervor. Ihr Secret bildet die Hüllmasse der Spermatophoren.

Das übrige Stroma der Cloakenlippen besteht bei beiden Geschlechtern aus Bindegewebe und zahlreichen glatten Muskeln, welche z. Th. die Cloakenöffnung concentrisch umgeben. Sie setzen sich auch auf den Darm und die Eileiter fort.

Ueber die Cloakendrüse hat M. Heidenhain sehr genaue, die feinsten histologischen Verhältnisse berücksichtigende Untersuchungen angestellt. Es kann aber hierauf nicht näher eingegangen werden, und ich beschränke mich im Folgenden auf Wiedergabe der allgemeinen Gesichtspunkte.

Die in der Umgebung des hinteren Cloakenabschnittes liegende Drüse zerfällt bei Tritonen in eine „Cloakendrüse“ [1]) im engeren Sinn und in eine „Beckendrüse“. Letztere, welche mehr dorsalwärts und kopfwärts gerückt erscheint, zerfällt wieder in einen entodermalen und ektodermalen Abschnitt. Die ektodermale Parthie liegt zwischen Bauchmuskulatur und Peritoneum („Bauchdrüse“, Heidenhain).

Somit handelt es sich bei männlichen Tritonen um drei zum Geschlechtsapparat accessorisch hinzutretende Drüsen. Bei weiblichen Tritonen findet sich, abgesehen von den durch v. Siebold bekannt gewordenen drüsenähnlichen Receptacula seminis, nur eine und zwar eine rudimentäre Drüse, welche sich ganz zweifellos als das Homologon der männlichen Bauchdrüse herausstellt. Die Ausmündungen der Tubuli dieser Drüse liegen stets auf der Spitze einer Integumentalpapille; diese Papillen stehen beim Weibchen ausserhalb der Cloake in der Gegend hinter dem Cloakenspalt auf der äusseren Haut. Die Drüse gehört also

[1]) Heidenhain hält die „Cloakendrüse“ für entodermalen Ursprungs.

ursprünglich den äusseren Körperbedeckungen an und ist nur secundär zu dem Genitalapparat hinzugetreten. Beim Männchen findet eine Versenkung der hinteren Cloakencommissur in die Tiefe statt, und dadurch werden hier auch die Mündungspapillen der Bauchdrüse in die Cloake versenkt.

Die Begattung der einheimischen Tritonen geht nach E. Zeller folgendermassen vor sich: Das Männchen setzt, vom Weibchen gefolgt, mehrere Spermatophoren ab, deren milchweisse, stiftförmige Samenmasse aus der glockenförmigen, von der Cloakendrüse gelieferten Gallerthülle hervorragt. Indem nun das Weibchen darüber hinwegkriecht, bleibt die Samenmasse an den krampfartig geschlossenen Cloakenlippen hängen und gelangt nach kurzer Zeit in die Receptacula seminis. Hie und da kriecht das Weibchen weiter und hängt sich noch einen zweiten oder dritten Spermatophoren an. Das auf diese Weise aufgenommene Quantum von Sperma mag zur Befruchtung von 100 Eiern genügen, welche vielleicht innerhalb der folgenden 8—14 Tage abgelegt werden. Darauf erfolgt eine erneute Samenaufnahme[1]). — Aehnliches gilt auch für den Axolotl, welcher bis zu 1000 und mehr Eier ablegt.

Bei Salamandra maculata und atra vermögen die aus dem Spermatophoren einmal aufgenommenen Samenelemente in den Schläuchen des Receptaculum seminis lange Zeit (1—2 Jahre) lebendig und zu verschiedenmaligen Befruchtungsacten functionsfähig zu bleiben. Von Salamandra atra wenigstens ist je ein Wurf von Jungen im Frühsommer und Herbst sicher zu constatiren. Auch beim Axolotl ist ein mehrmaliges Laichen beobachtet, aber stets geht eine erneute Befruchtung voraus (vergl. das Capitel über die Beziehungen zwischen Mutter und Frucht).

In hohem Masse erectil ist der lang ausgezogene, männliche Cloakenkegel von Euproctus Rusconii (Triton platycephalus). Er ist bei beiden Geschlechtern vorhanden und öffnet sich nach hinten oder zugleich auch dorsalwärts gegen die Schwanzwurzel. Er ist aus einer Vergrösserung der die Cloakenöffnung umgebenden Lippen der übrigen Urodelen hervorgegangen zu denken. Die Begattung ist bis jetzt nicht beobachtet.

Einzig und allein in der Reihe der Gymnophionen (Fig. 378 A, B) existirt bei den Männchen ein wirkliches äusseres Begattungsorgan, und zwar wird dasselbe durch die, eine Länge bis zu fünf Centimetern erreichende, unter der Herrschaft einer reich entwickelten Muskulatur stehende, ausstülpbare Cloake dargestellt.

Was die Anuren betrifft, so ist hier von einer innerlichen Befruchtung nichts bekannt. Das auf dem Rücken des Weibchens

[1]) Im Gegensatz zu unseren einheimischen Tritonen springt nach E. Zeller der amerikanische Triton viridescens zu Beginn des Begattungsactes auf den Nacken des Weibchens, umklammert mit seinen Hinterbeinen die Kehle desselben und hält so, nach der rechten oder linken Seite sich zusammenkrümmend, das Weibchen eine halbe Stunde und länger fest. Endlich lässt er los und setzt unmittelbar vor demselben einen und gleich darauf einen zweiten und dritten Spermatophoren ab, deren Samenmassen dann von dem dicht hinter dem Männchen her kriechenden Weibchen in der oben geschilderten Weise aufgenommen werden. Ueber das interessante Liebesspiel des Pleurodeles Waltlii und des Axolotl vgl. die Arbeit von E. Zeller.

sitzende, und dessen seitliche Rumpfwände mit den vorderen Extremitäten krampfhaft umklammernde Männchen ergiesst den Samen über die gleichzeitig aus der weiblichen Cloake austretenden Eier.

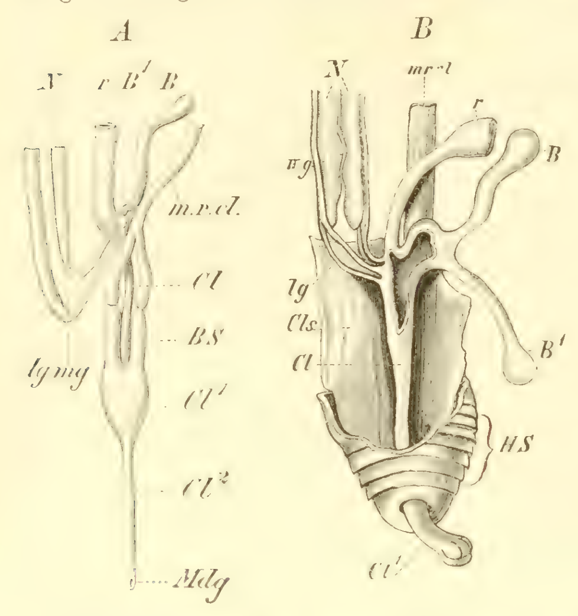


Fig. 378. Der hinterste Theil des Urogenitalapparates von Epicrium glutinosum (**A**) und von Coecilia lumbricoides (**B**). *Cl*, Cl^1, Cl^2 Die verschiedenen Abschnitte der Cloake, *BS* Blindsäcke derselben. Die Cloake ist auf Figur **A** in der Ruhelage, auf Fig. **B** in ausgestülptem Zustande dargestellt. *Cls* Cloakenscheide, *mrcl* M. retractor cloacae, *B*, B^1 die beiden Zipfel der Harnblase, *N* Niere, *lg*, *mg* Leydig'scher und Müller'scher Gang, *r* Rectum, *Mdg* Mündung der Cloake, *HS* Hautschienen.

Bei den **Reptilien** finden sich, wie oben schon erwähnt, zwei Arten von Begattungsorganen: die eine besitzen die Saurier, Schlangen[1]), Scinke und Amphisbänen, die andere die Schildkröten und Crocodilier; an letztere schliesst sich diejenige mancher Vögel an.



Fig. 379. Die beiden Ruthen *R*, R^1 von Lacerta agilis, in hervorgestülptem Zustande. Nach F. Leydig. Auf Fig. **B** sind sie durch die punktirten Linien in der Ruhelage, unter der Haut der Schwanzwurzel liegend, dargestellt. † Die Spiralfurche, welche zum Abfluss des Samens dient, *Ce* querliegender Cloakenschlitz, *SD* Schenkeldrüsen. Der Pfeil auf Figur **B** deutet die Richtung gegen das Schwanzende an.

[1]) Bei Schlangen finden sich sogenannte Präputialdrüsen. Sie sind sackartig gestaltet, sondern ein stark riechendes Secret ab und sind dorsalwärts an die Wirbelsäule befestigt.

Die Verhältnisse gestalten sich dabei nach J. E. V. Boas im Einzelnen folgendermassen:

Bei den Copulationsorganen der Saurier und Schlangen finden sich zwei (paarige) Säcke, welche sich jederseits dicht am After öffnen und sich unter der Haut der Schwanzwurzel nach hinten erstrecken. Sie können ausgestülpt und mittelst eines am blinden Ende des Sackes sich inserirenden Muskels wieder zurückgezogen werden. In ausgestülptem Zustande ist jeder Sack an seiner Oberfläche mit einer spiraligen Furche versehen, welche den Samen in die weibliche Cloake überleitet. Dieser Typus der Copulationsorgane kann auf denjenigen der Chelonier und Crocodile nicht zurückgeführt werden: beide sind verschiedenen Ursprungs; schon die verschiedenen Lagebeziehungen zur Cloake sprechen dagegen. Vielleicht aber lassen sich die rechts und links von der Afterspalte liegenden, ausstülpbaren Drüsensäckchen der Crocodile mit den Begattungsschläuchen der Saurier und Ophidier vergleichen (Fig. 379).

Ueberall — und das gilt ebenso für die Chelonier und Crocodilier — finden sich auch im weiblichen Geschlecht, allerdings viel schwächer entwickelt, die Homologa der männlichen Ruthen. Sie sind gleichfalls paarig und werden als **Kitzler** oder **Clitoris** bezeichnet.

Bei Schildkröten handelt es sich um eine mediane verdickte Parthie der ventralen Cloakenwand, welche aus cavernösem Gewebe, zum grössten Theil aber aus einer fibrösen Unterlage besteht. Caudalwärts erhebt sich dieser in seiner grössten Ausdehnung unpaare Längswulst zu einem freien, zungenartigen Theil, während seine Oberseite von einer Längsrinne (Samenrinne) eingenommen wird, an deren vorderstem Theil die Samenleiter ausmünden. Am vorderen Ende spaltet sich die cavernöse wie die fibröse Parthie in zwei Schenkel (Fig. 380).

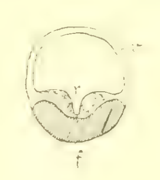


Fig. 380. Querschnitt der Cloake einer Schildkröte, wenig schematisirt. Nach Boas. *f* Corpus fibrosum, *r* Samenrinne, von cavernösem Gewebe umgeben, *c* Cloakenwand.

Ganz enge an dieses Begattungsorgan der Schildkröten schliesst sich dasjenige der Crocodile an; die Rinne aber ist tiefer und der freie Theil relativ länger (Fig. 384). Hier wie dort führt die Submucosa eine Menge glatter Muskelfasern.

Das Begattungsorgan der **Vögel** schliesst sich an dasjenige der Schildkröten und Crocodile an. In ausgebildetem Zustande findet es sich nur bei den straussartigen Vögeln sowie bei den Lamellirostres, d. h. bei den Entenvögeln. Bei einer Anzahl anderer Vögel ist das Begattungsorgan rudimentär.

Bei Struthio handelt es sich wie bei jenen Reptilien um einen besonders ausgebildeten Theil der ventralen Cloakenwand mit einem hinteren, freien Spitzentheil. Letzterer ist hier, wie bei Crocodilen, länger als der angeheftete Theil. Auf der Oberseite findet sich ebenfalls jene Rinne, und innerlich wird das Organ von einem starken Corpus fibrosum, welches sich nach hinten zu in zwei Hälften sondert, gestützt. Zwischen beiden Hälften herrscht eine grosse Asymmetrie. Auf der Oberseite des Organs, wie auch am grössten Theile seiner Unterseite, liegt ein cavernöser Körper; ersterer ist paarig, letzterer dagegen unpaar; beide stehen miteinander in Verbindung.

Bei Dromaeus verhält sich Alles im Wesentlichen ebenso wie bei Struthio; allein in einem Punkt besteht ein wichtiger Unterschied. Es findet sich nämlich an der Spitze des Penis eine Oeffnung, welche in einen langgestreckten, kopfwärts gerichteten Blindsack hineinführt. Dieser endigt an der Basis des Penis mit einer stark gewundenen Parthie, und besitzt auf seiner Innenseite eine von zwei stark hervortretenden Lippen begrenzte Rinne, welche eine Fortsetzung jener Rinne vorstellt, die auf der Oberseite des Penis liegt;

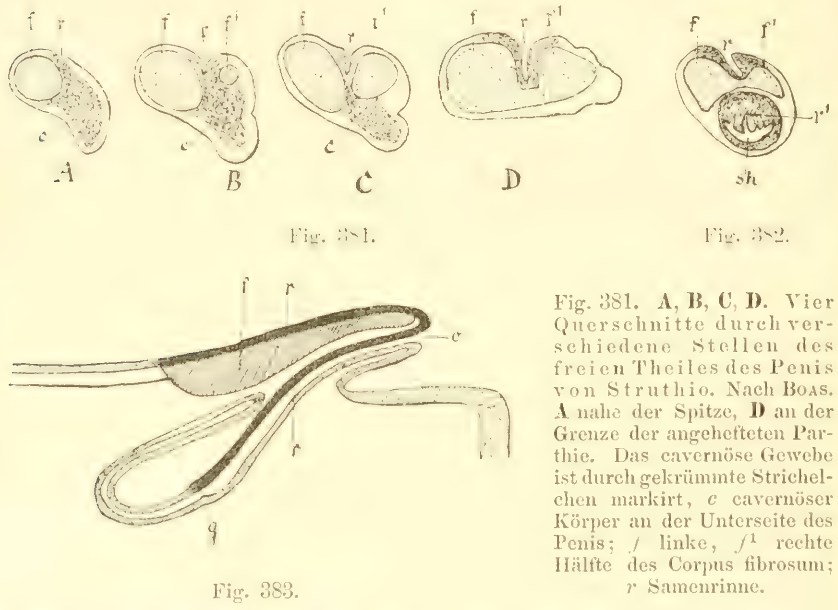


Fig. 381. **A**, **B**, **C**, **D**. Vier Querschnitte durch verschiedene Stellen des freien Theiles des Penis von Struthio. Nach Boas. **A** nahe der Spitze, **D** an der Grenze der angehefteten Parthie. Das cavernöse Gewebe ist durch gekrümmte Strichelchen markirt, *c* cavernöser Körper an der Unterseite des Penis; *f* linke, f^1 rechte Hälfte des Corpus fibrosum; *r* Samenrinne.

Fig. 382. Querschnitt durch den freien Theil des Penis von Dromaeus. Blindschlauch eingestülpt. Nach Boas. *r* Samenrinne, in deren Umgebung cavernöses Gewebe; ff^1 Corpus fibrosum. Unterhalb desselben liegt der Blindschlauch, dessen Wandung cavernös ist; sein Hohlraum (*sh*) erscheint spaltförmig, an der oberen Wand findet sich die tiefe Samenrinne r^1; ausserdem bemerkt man an derselben Wand mehrere andere Furchen, welche beim Umstülpen des Schlauches verstreichen, was mit r^1 nicht der Fall ist.

Fig. 383. Schematischer Längsschnitt des Penis und der ventralen Cloakenwand von Rhea. Blindschlauch eingestülpt. Nach Boas. Schleimhaut weiss mit schwarzen Punkten, nur die Schleimhaut der Samenrinne schwarz. *f* Corpus fibrosum; *r* Samenrinne, die sich an der Wand des Blindschlauches fortsetzt; *g* Grenze der beiden Abschnitte des letzteren; *o* Oeffnung desselben an der Penisspitze.

dieselbe setzt sich jedoch nicht bis an das blinde Ende des Blindsackes fort, sondern hört eine gute Strecke vorher schon auf. Die Wände des Schlauches sind, so weit die Rinne reicht, cavernös. Sehr ähnlich verhält sich Rhea, nur ist hier der Schlauch bedeutend länger. Auch der Penis der Entenvögel schliesst sich eng an den von Dromaeus und Rhea an. Das Corpus fibrosum von Cygnus olor ist abgeplattet und in seiner grössten Ausdehnung gespalten. Die linke Hälfte reicht weiter nach hinten, als die rechte. Der Blindschlauch, welcher aus einem ausstülpbaren Theil besteht, liegt unterhalb des linken Corpus fibrosum; auch bei Rhea erscheint er etwas nach links

verschoben. Der freie Theil des Penis ist, wenn der Schlauch zurückgezogen ist, ausserordentlich kurz.

Das Fehlen des bei den genannten Vögeln so charakteristischen Blindschlauches bei Struthio ist als eine secundäre Erscheinung zu betrachten; wahrscheinlich entspricht demselben die oben erwähnte cavernöse Gewebsmasse an der Unterseite des Penis von Struthio. Wenn der Penis von Struthio also mit demjenigen der Schildkröten und Crocodile eine grössere Aehnlichkeit darbietet als der Penis von Dromaeus etc., so beruht dies offenbar auf einer secundären Rückbildung eines Elementes des ersteren.

Säuger.

a) Monotremen.

Das Begattungsorgan der Monotremen kann man sich aus demjenigen der Schildkröten und Crocodile so hervorgegangen denken, dass sich am vorderen (Kopf-)Ende des Penis der letzteren eine kleine sackförmige Ausstülpung der ventralen Cloakenwand bildete, in deren Boden die Harn- und Samenleiter einmünden. Weiter kann man sich die Samenrinne zur Röhre umgebildet vorstellen, welche eine vordere und eine hintere Oeffnung besitzt (Fig. 384 B). In jene mündet die sackförmige Ausstülpung, die hintere mündet an der Spitze des Penis.

Von diesen hypothetischen Zwischenformen ist der Monotremenpenis leicht zu verstehen. Es hat sich hier die sackförmige Ausstülpung zu einem langen und engen Urogenitalcanal verlängert, in dessen Boden die Samen- und Harnleiter sowie die Harnblase münden (Fig. 384 C). Die Samenröhre hat sich mit dem unpaaren Corpus fibrosum zu einem wurstförmigen Körper eng verbunden. Letzterer ist nur sehr lose von der Schleimhaut umgeben, und in Folge dessen kann der Penis bei den Monotremen zurückgezogen werden: indem der wurstförmige Körper nach vorne (kopfwärts) gezogen wird, stülpt sich die Schleimhaut des freien Penisabschnittes um und bildet einen dünnhäutigen, in die Cloake sich öffnenden Schlauch, die Penisscheide, in welcher die Glans liegt (Fig. 384 D). Eigentliches cavernöses Gewebe scheint in der Nähe der Samenröhre bei Ornithorhynchus nicht zu existiren, wohl aber bei Echidna, wo es sich namentlich in der Glans stark anhäuft. — Auf der mit kurzen, weichen Stacheln besetzten Glans penis von Ornithorhynchus bemerkt man eine Längsfurche, wodurch die Glansspitze in einen rechten und linken Theil gesondert wird. Auf jedem Theil findet sich eine Grube mit einer Gruppe längerer, weicher, conischer Papillen, auf deren jeder die extrem feinen Endcanäle der Samenröhre ausmünden[1]. Ueber die Bildungsgeschichte dieser Einzelcanäle ist nichts bekannt.

b) Andere Säugethiere.

Bei den Marsupialiern ist der hintere Cloakenabschnitt rückgebildet, sodass die Oeffnung der Penisscheide nicht mehr in der

[1] Bezüglich des mit dem Copulationsorgan der Monotremen verbundenen Muskel- und Drüsenapparates verweise ich auf pag. 812—813 meines Lehrbuches der vergl. Anatomie (II. Aufl.).

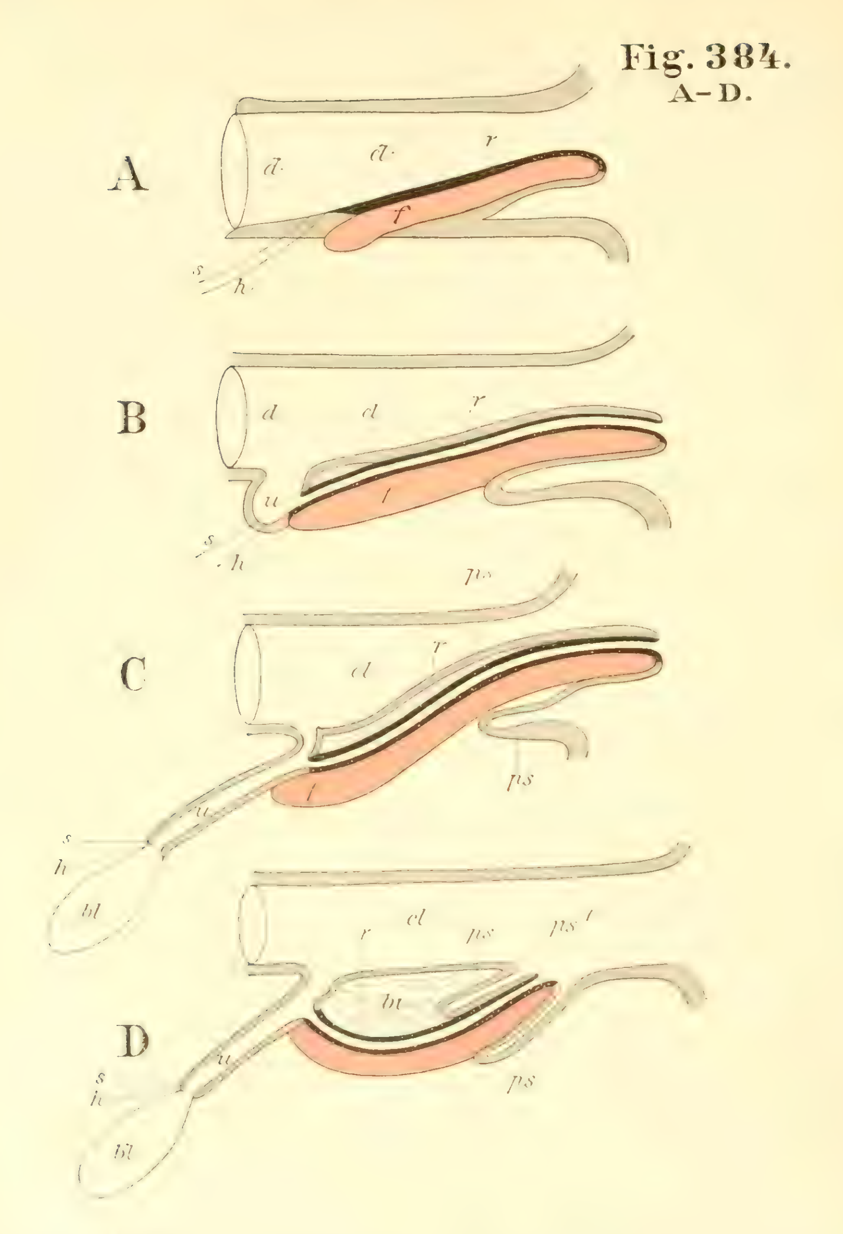
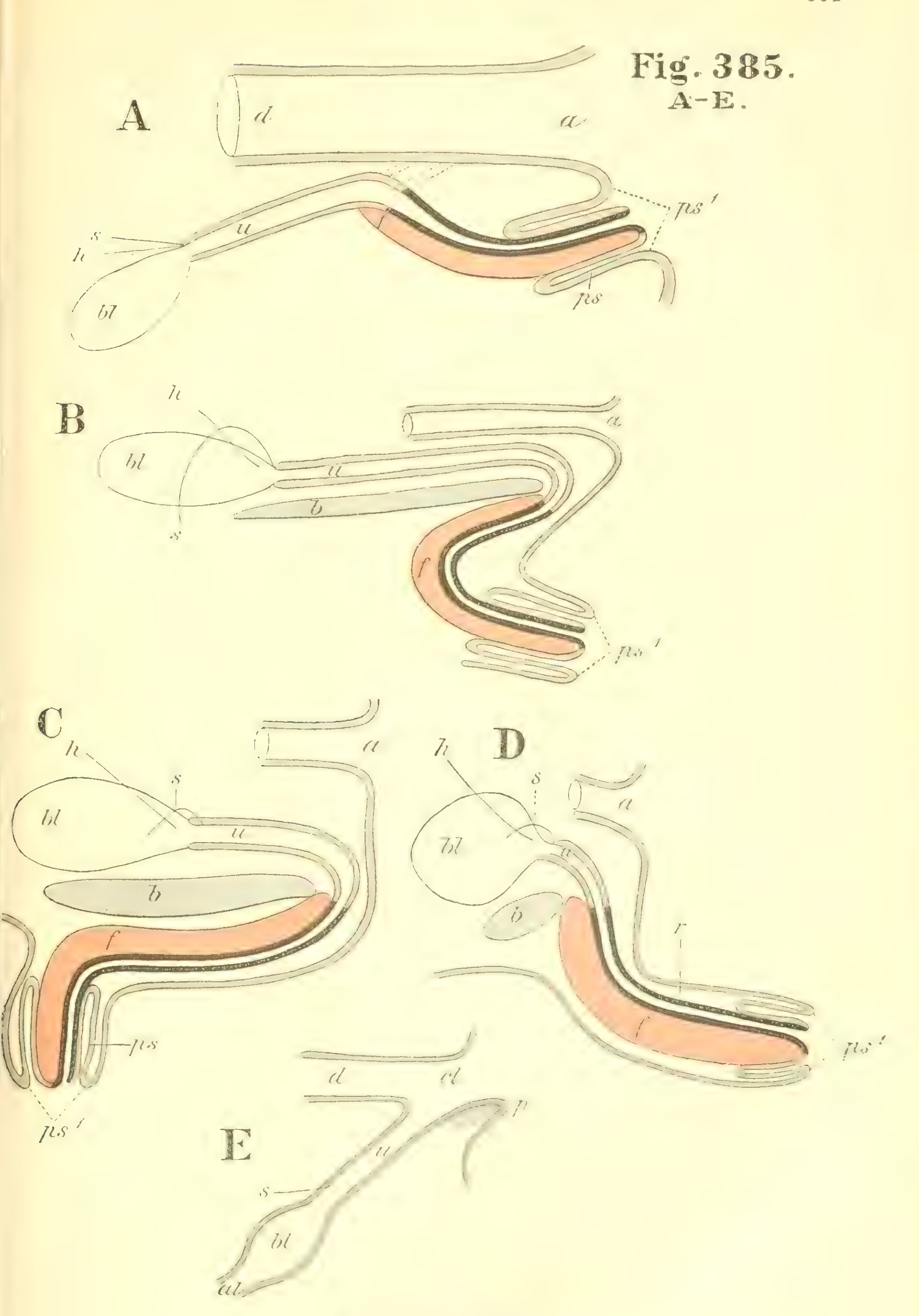


Fig. 384. **A—D.** Schematische Längsschnitte des hinteren Theiles des Darmcanales, der Cloake und des Copulationsorganes bei verschiedenen Wirbelthieren. Nach J. E. V. BOAS. Harn- und Samenleiter sind, obgleich nicht median gelegen, doch mit angedeutet. Auf das bei einigen Säugethieren stark verdickte Corpus cavernosum urethrae sowie auf den Schwellkörper der Eichel ist in den Figuren keine Rücksicht genommen. **A** Crocodil, **B** Hypothetische Zwischenform zwischen **A** und **C**. **C** Monotremen. Penis hervorgestreckt. **D** Monotremen. Penis zurückgezogen. Allgemein giltige Bezeichnungen: *bi* Bindegewebe, *bl* Harnblase, *cl* Cloake, *d* Darm, *f* Corpus fibrosum, (Corpora cavernosa der menschlichen Anatomie), *h* Harnleiter, *ps* Penisscheide, *ps*[1] Oeffnung derselben. *r* Samenrinne, Samenröhre, *s* Samenleiter, *u* Urogenitalcanal.



Erklärung umstehend.

Fig. 385. Die schematischen Längsschnitte des Darmcanals, der Cloake und des Copulationsorgans schliessen sich an diejenigen der Fig. 384 direct an. Auch die Bezeichnungen der letztgenannten Figur gelten; dieselben haben aber auf Fig. 385 einige Zusätze bekommen, welche unten angemerkt sind. **A** Marsupialier; ganz schematisch, um den Vergleich mit den Monotremen (vergl. Fig. 384 C) zu erleichtern. Die obliterirte Mündung des Urogenitalcanals in die Cloake ist durch punktirte Linien angedeutet, **B** Paca (Coelogenys), **C** Affe (Cercopithecus). Wenn man sich die Glansparthie in der Achse des übrigen Gliedes bauchwärts gestreckt denkt, so kann man sich eine Vorstellung machen von der Lage des Copulationsorganes der meisten placentalen Säuger. **D** Mensch. *b* bezeichnet Becken, *a* After. **E** Schematischer Längsschnitt durch die Cloake etc. eines Säugethierfötus. *d* Darm, *cl* Cloake, *p* Penis, *u* Urogenitalcanal, *bl* Blase, *s* Samenleiter, *al* Alantoisstiel.

Cloakenwand, sondern an der Körperoberfläche unterhalb des Afters liegt (Fig. 385 A). Ferner hat sich die Oeffnung des Urogenitalcanales in die Cloake geschlossen, sodass jetzt Harn und Samen durch die Samenröhre, welche sich mit dem Urogenitalcanal ganz von der Cloakenwand abgelöst hat, fliessen muss. Urogenitalcanal und Samenröhre bilden jetzt einen continuirlichen Schlauch. Das Corpus fibrosum ist paarig und cavernöser Natur, wie auch die Wandung der Samenröhre cavernös ist.

Von allen höheren Mammalia schliessen sich die Nager und Insectivoren im Bau ihres Begattungsapparates am nächsten den Marsupialiern an. Der Apparat liegt, soweit es sich um das Corpus fibrosum und die Samenröhre handelt, ganz ausserhalb des Beckens; das Corpus fibrosum heftet sich aber mit seinem vorderen Ende (seiner Wurzel) durch straffes Bindegewebe an den Hinter- (Unter-)Rand beider Sitzbeine — eine Verbindung, welche bei den Marsupialiern fehlt; darin liegt der Hauptunterschied mit den letzteren.

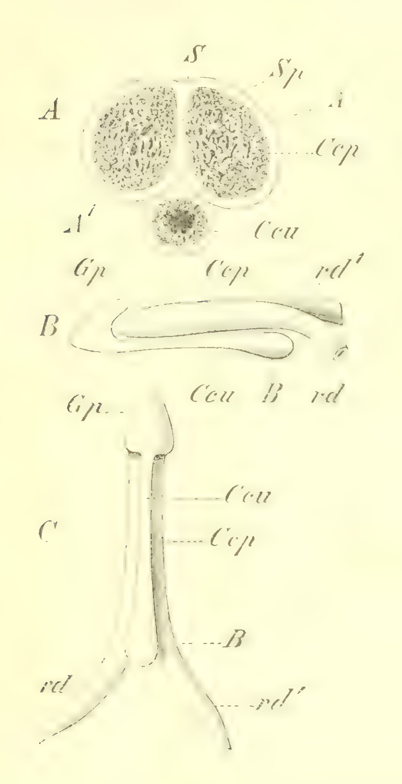
Schon in der Reihe der Nager (z. B. bei Coelogenys paca und noch mehr bei der Ratte) sieht man, wie sich die Oeffnung der Penisscheide allmählich vom After entfernt, um an der Ventralseite des Körpers kopfwärts zu wandern (Fig. 385 B). Von da aus bis zur gewöhnlichen Form des Copulationsorgans der placentalen Säugethiere ist nun kein weiter Weg mehr. Hier schaut die Penisöffnung ganz nach vorne (kopfwärts), und der Penis selbst liegt horizontal längs der Bauchseite (C).

Von dieser Form des gewöhnlichen Säugethierpenis ist wieder der „hängende“ Penis der Primaten ableitbar. Bei Affen ist übrigens noch die Hauptmasse des Peniscylinders mit der Bauchwand verwachsen (Fig. 385 C) und nur das Ende desselben hängt frei herab. Dies steigert sich nun beim Menschen gewaltig, indem der weitaus grösste Theil frei herabhängt (Fig. 385 D). Dazu kommt, dass in Folge des aufrechten Ganges die Richtung der Penisspitze eine andere geworden ist: der Penis des Menschen ist bekanntlich im Ruhezustand caudalwärts gerichtet. — Nur bei den mit „hängendem Penis“ ausgestatteten Säugethieren, wie z. B. beim Menschen, kann man von einer „Vorhaut“ (Praeputium), d. h. von einer röhrenförmigen, doppelt blätterigen Hülle der Eichel sprechen.

Bei den placentalen Säugerembryonen (Fig. 385 E) besteht eine, wenn auch kurze Cloake, in welche der Urogenitalapparat offen ausmündet, und an deren ventraler Wand sich der später zum Penis bezw. zu der Clitoris auswachsende „Genitalhöcker“ erhebt. Derselbe ist mit einer Samenrinne versehen (Reptilienstufe);

später schliesst sich die Rinne zum Canal (Monotremenstufe), und endlich wird der Ausgang des Urogenitalcanales in die Cloake abgeschlossen (Marsupialier und die übrigen Mammalia).

Was speciell den Menschen betrifft, so wird der Geschlechtshöcker, dessen freie Spitze die vordere Begrenzung der Cloakengrube darstellt, dadurch gebildet, dass sich die Ränder derselben vorn dicht aneinander legen und gleichzeitig frei hervorwachsen. Der Geschlechtshöcker entsteht also durch Vereinigung zweier ursprünglich getrennter, paariger Gebilde; seine Anlage ist also eine doppelte. An seiner ganzen ventralen Fläche ist er mit einer



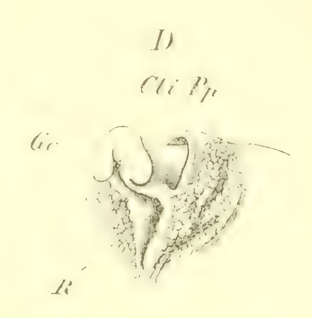


Fig. 386. Die Ruthe des Menschen, halbschematisch dargestellt. **A** Im Querschnitt. **B** Von der Seite. **C** Von der Ventralseite. **D** Clitoris von einem Affen (Cebus Capucinus). *A* Albuginea penis, *A*¹ Albuginea urethrae, *Sp* Septum zwischen den beiden Schwellkörpern des Penis, *S* Sulcus dorsalis penis, *Ccp* Corpus cavernosum penis, *Ccu* Corpus cavernosum urethrae, das sich bei *Gp* zur Glans penis entwickelt und bei *B* eine Auftreibung (Bulbus) erzeugt, *rd*, *rd*¹ Radices penis resp. corpora cavernosa penis. *Cli* Clitoris, *R* Rinne an ihrer Ventralseite, welche in den Sinus urogenitalis hineinführt, *Gl* Glans clitoridis, *Pp* Praeputium clitoridis.

Furche versehen, welche an der Spitze des Höckers bis zur dorsalen Fläche reicht, wodurch dieselbe in zwei Hälften getheilt wird. — Bezüglich der weiteren Bildungsgeschichte der äusseren Genitalien des Menschen bei beiden Geschlechtern, sowie über die Entstehung des Dammes verweise ich auf die im Literaturverzeichniss figurirende Arbeit von W. Nagel. Dieser sind auch die obigen Angaben über den Genitalhöcker entnommen.

Jene im Bereich des Genitalhöckers liegende und zum Urogenitalsinus führende Rinne erhält sich entweder, wie beim weiblichen Geschlecht, zeitlebens (Fig. 386, D), oder sie wird zu einem Canal abgeschlossen, wodurch der Sinus urogenitalis eine bedeutende, röhrenartige Verlängerung erfährt; im letzteren Fall, der in der Regel nur

das männliche Geschlecht betrifft, entwickeln sich drei Schwellkörper, ein paariger, im Bereich des Geschlechtsgliedes, und ein unpaarer, der Harnröhre zugehöriger (Corpus cavernosum penis et urethrae). Im weiblichen Geschlecht wird der Schwellkörper der männlichen Urethra durch die, den Scheideneingang umgebenden, sogenannten Vorhofszwiebeln (Bulbi vestibuli) repräsentirt. Das weibliche Geschlechtsglied, die Clitoris, besitzt, wie beim Manne, zwei Corpora cavernosa (vergl. Fig. 384, 385 bei **f** und Fig. 386)[1].

Am vorderen Ende des Gliedes bildet sich die, starken formellen Schwankungen unterliegende, nicht selten mit Hornspitzen versehene **Eichel** (*Gp*) (**Glans penis** resp. **clitoridis**), welche in einer Hautduplicatur, der **Vorhaut** (**Praeputium**) steckt und mit den sogenannten Wollustkörperchen (einer besonderen Art einfach gestalteter Tastkörperchen) versehen ist. (Genauere Angaben finden sich bei Th. Gilbert, s. das Literaturverzeichniss.)

Ausser der **Prostata**, die von der den Sinus urogenitalis auskleidenden Schleimhaut aus ihre Entstehung nimmt, existiren bei beiden Geschlechtern noch andere accessorische Drüsen, die ihr Secret in den von den Schwellkörpern umschlossenen Theil der Urethra, bezw. unter die Vorhaut der Eichel ergiessen.

Erstere heissen bei Männchen die **Cowper'schen**[2], bei Weibchen die **Bartholini'schen**[3] oder **Duverney'schen Drüsen**; letztere werden mit dem Namen der **Präputialdrüsen** oder der **Tyson'schen Drüsen** bezeichnet. Alle unterliegen den mannigfachsten Form- und Grösseschwankungen und kommen entweder nur zu einem oder bis zu mehreren Paaren vor.

Die Cowper'schen Drüsen liegen im männlichen Geschlecht in der Nähe des hinteren Endes vom Corpus cavernosum urethrae, im weiblichen zu beiden Seiten des Scheideneinganges und münden hier in den letzten, stark verflachten Rest des Sinus urogenitalis aus, das sogenannte Vestibulum vaginae.

---

[1]) Die Rigidität des erigirten Copulationsorganes und die Stempelwirkung der Eichel kann noch dadurch gesteigert werden, dass sich innerhalb des Geschlechtsgliedes ein Knochen (Penisknochen, Os priapi) bildet, der in den allermannigfachsten Form- und Grösseschwankungen sehr vielen Säugethieren zukommt (Marsupialier, Nager, Chiropteren, Pinnipedia, Carnivoren, Balaenen, Prosimiern und Affen). Bei einigen entwickelt er sich auch in der Clitoris.

Der Penisknochen, eine erst in der Reihe der Säugethiere gemachte Erwerbung, sitzt mit seinem Hinterende dem Corpus fibrosum (vgl. Boas, Fig. 384, 385) auf, das Vorderende ragt weit in die Eichel vor. Hier und da finden sich im Bereich der letzteren noch einige knorpelige, stabförmige Aufsätze. Ventral vom Penisknochen verläuft die Harnröhre, und häufig ist letztere in eine Furche desselben eingelassen. Der Penisknochen ist als ein specifischer Bestandtheil der Eichel zu betrachten, und zwischen beiden besteht bezüglich der Längenentwicklung ein directes Verhältniss. Andererseits handelt es sich auch um Anpassung an die Form des Vaginalschlauches. (Genaueres findet sich bei Th. Gilbert, s. d. Literaturverzeichniss.)

Die Schwellkörper sind von Muskeln (M. bulbo- und ischio-cavernosus) überzogen, ausser ihnen aber kommen noch da, wo der Penis an der Bauchwand fixirt ist, besondere Retractores praeputii et penis, sowie Protractores praeputii vor (Carnivoren, Wiederkäuer).

[2]) Die Cowper'schen Drüsen kommen durchaus nicht allen Säugethieren zu; so fehlen sie z. B. manchen Carnivoren und allen Cetaceen.

[3]) Die Bartholini'schen Drüsen fehlen manchen Carnivoren, dem Schwein und allen Cetaceen.

Auch die früher schon erwähnten, von den Vasa deferentia aus sich entwickelnden Samenblasen (Vesiculae seminales) spielen als Secretionsorgane beim Begattungsact eine hervorragende Rolle. Dieselben sind namentlich bei Nagern und Insectivoren stark entwickelt. Ihr nach dem Erguss gerinnendes Secret steht hier zur Bildung eines die Vagina pfropfartig abschliessenden („bouchon vaginal“ der französischen Autoren) und so die Befruchtung sichernden Gebildes in wichtiger Beziehung. Das Secret enthält bis 27 % fibrinogener Substanz und von anderen Substanzen höchstens Spuren. Hierüber, sowie über die bei Nagern nach der Begattung eintretende Verhornung der Vagina und die später daran sich anschliessenden, histologischen Veränderungen der Vaginalschleimhaut mit nachfolgender Ausstossung des Vaginalpfropfens, vergl. die Schriften LEUCKART's, LANDWEHR's, LATASTE's, MORAU's und GILBERT's.

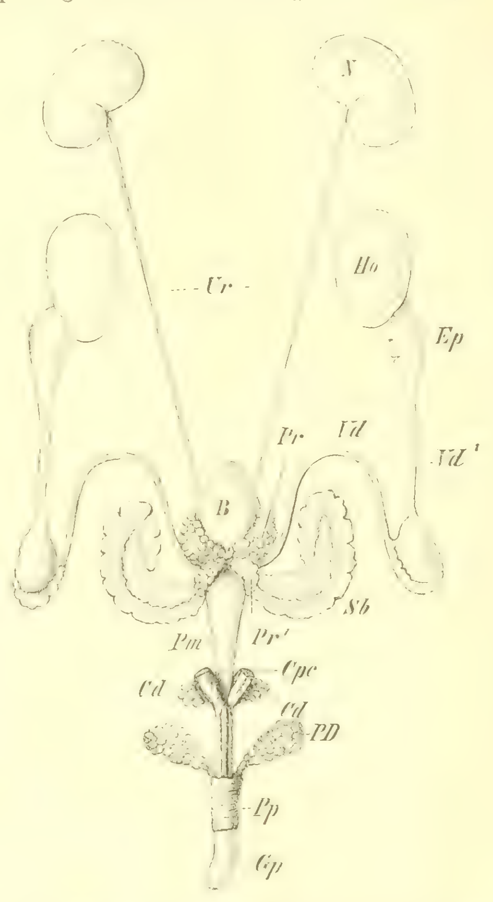


Fig. 387. Männlicher Urogenitalapparat des Igels. *N* Niere, *Ur* Ureter, *B* Harnblase, *Pm* Pars membranacea der Harnröhre, *Cpc* Corpora cavernosa, *Pp* Praeputium, *Gp* Glans penis, *PD* Präputialdrüsen, *Cd* COWPER'sche Drüsen, *Pr*, *Pr*¹ die verschiedenen Lappen der Prostata, *Sb* Samenblasen, *Ho* Hoden, *Ep*¹ Epididymis, *Vd*, *Vp* Vas deferens.

Die die äussere Scham des menschlichen Weibes umgebenden „grossen Lippen“ [1]) sind fettreiche, behaarte Hautduplicaturen, welche den Scrotalanlagen homolog sind und welche sich andeutungsweise auch schon bei Halbaffen (Lemur varius und L. catta) und Affen finden (Hapale albicollis, iachus und rosalia, Cebus hypoleukos und Orang). Bei den meisten Affen bildet übrigens, wie es scheint, das auch dem Menschen zukommende, zweite Faltensystem, die Labia minora, die alleinige Begrenzung der Schamspalte. Sie erzeugen ein starkes Praeputium und Frenulum clitoridis und gehören entwicklungsgeschichtlich zum Geschlechtsglied, an dessen Unterfläche sie entstehen. Sie fallen also unter einen anderen morpho-

[1]) H. KLAATSCH fasst das Auftreten der Labia majora, sowie des weiblichen Processus vaginalis als eine Uebertragung vom männlichen auf das weibliche Geschlecht auf (vgl. das Capitel über den Descensus testiculi).

logischen Gesichtspunkt als die Labia majora. Die Affenclitoris (vergl. Fig. 386 D) ist relativ und absolut grösser, als die menschliche; an ihrer Unterfläche ist sie bis zur Harnröhrenmündung hin gefurcht[1]). Zur Entwicklung eines eigentlichen Hymens kommt es bei den Affen nicht.

Auch die Weiber gewisser Stämme der äthiopischen Rasse zeichnen sich durch eine auffallend schwache Entwicklung der Labia majora, des Mons Veneris und des betreffenden Haarwuchses aus. Dem steht gegenüber eine bei Buschweibern unter dem Namen der Hottentottenschürze vorkommende Hypertrophie der kleinen Schamlippen und des Praeputiums der Clitoris. Die Vagina erscheint (wie bei Affen) glatter, nicht mit so starken Runzeln versehen, wie bei jungfräulichen Europäerinnen. Auch bei Japanerinnen sind die grossen Schamlippen sowie der Mons Veneris schwach entwickelt und behaart; auch die Labia minora erscheinen dürftig (Bischoff).

Nebennieren.

Die Nebennieren werden am besten im Anschluss an das Urogenitalsystem besprochen, und zwar nicht nur, weil sie bei vielen Thieren in engster nachbarlicher Beziehung zu jenem stehen, sondern weil beide auch entwicklungsgeschichtlich zusammengehören. Gleichwohl ist ein physiologischer Connex zwischen beiden nicht nachzuweisen.

Ausser dem Urogenitalsystem spielt (wenn auch wahrscheinlich nur secundär) das **sympathische Nervensystem** bei ihrem Aufbau eine grosse Rolle, doch ist hier Vieles noch dunkel. Ich werde später noch einmal darauf zurückkommen. Sehr frühe schon zeichnen sich die Organe durch ihren grossen Blutreichthum aus.

Die Anlage der Nebennieren geschieht rechts und links von der Wirbelsäule in bilateral-symmetrischer Weise.

Auf Grund neuerer Untersuchungen lassen sich genetische Beziehungen der Nebenniere zur Vorniere[2]) nicht mehr in Zweifel ziehen. Ihre Phylogenese weist auf Umbildungsproducte jenes primitiven, von der Caudalseite her eine regressive Entwicklung einschlagenden Excretionssystems zurück. Darauf weisen Befunde an Gymnophionen, an manchen Fischen und Reptilien hin, und überall ist hier auch eine Abschnürung vom Peritonealepithel und zugleich ein Zusammenhang mit den Malpighi'schen Körperchen der Urniere, welche Sprossen aussenden, zu constatiren[3]).

Ob, wie Mihalcovics annimmt, dabei auch der proximale (kopfwärts liegende) Theil der noch auf indifferenter Entwicklungsstufe

[1]) Die Clitoris stellt bald ein compactes Organ dar, bald ist sie durchbohrt. Letzteres gilt z. B. für die Nager, den Maulwurf, die Lemuriden u. a.

[2]) Nach den Untersuchungen von R. Semon an Epicrium glutinosum ist der nicht nervöse (interrenale) Theil der Nebenniere nichts weiter, als der distale Abschnitt des Glomus der Vorniere (distaler Abschnitt des bei der Vorniere in Betracht kommenden Cölomdivertikels), der starke Veränderungen (Rückbildung des Glomus und der abführenden Vornierencanälchen, Verlust des Lumens) durchgemacht hat.

[3]) Jene dorsalwärts sich erstreckenden Sprossen der Malpighi'schen Körperchen lösen sich (bei Lacerta) erst verhältnissmässig spät von den „Segmentalsträngen" los. Dies ist noch nicht geschehen, wenn man bereits deutlich unterscheiden kann, ob aus der Geschlechtsdrüse ein Hoden oder ein Ovarium werden will.

stehenden Geschlechtsdrüse in Betracht kommt, bedarf einer Nachprüfung. Jedenfalls aber, dies steht fest, ist bei der ursprünglichen Anlage der Nebennieren das Cölomepithel in hervorragender Weise betheiligt.

Um nun noch einmal auf die Betheiligung des sympathischen Nervensystems zurückzukommen, so ist an der betreffenden Stelle eine Wucherung der Ganglienzellen des Grenzstranges vorhanden. Diese führt allmählich zu einer Abschnürung, wodurch das Nervengewebe zu den oben geschilderten Nebennierensträngen in Beziehung tritt. Während es nun aber bei Anamnia, wie z. B. bei Selachiern, zu keiner innigen Aneinanderlagerung beider Elemente kommt, beobachtet man bei höheren Vertebraten, wie vor Allem bei Säugethieren, Folgendes:

Das sympathische Nervengewebe liegt anfangs dem Convolut der Nebennierenstränge nur äusserlich an, bald aber wuchert es zwischen letztere hinein und kommt mehr und mehr centralwärts in die Maschen der das ganze Organ durchziehenden, bindegewebigen Gerüstsubstanz zu liegen. Die Folge davon ist, dass man eine aus den Nebennierensträngen bestehende **Rinden-** und eine aus sympathischen Elementen sich aufbauende **Markschicht** unterscheiden kann [1]).

Ich wende mich nun zur Schilderung des ausgebildeten Organs in der Reihe der Wirbethiere.

Bei **Selachiern** liegen die Nebennieren in Form einer Doppelreihe kleiner, 1—15 mm grosser Bläschen oder Läppchen rechts und links von der Wirbelsäule. Dieselben erhalten Zweige aus dem Rückenmark und aus der Aorta, stehen aber in viel näheren Beziehungen zur Vena cardinalis und besitzen z. Th. eine segmentale Anordnung. Sie zerfallen je in zwei Abschnitte. Der eine, welcher sich, wie oben schon erwähnt, aus mesodermalem Gewebe entwickelt, besteht aus geschlossenen, kernreichen, blasigen Gebilden, welche auch fetthaltige Zellen einschliessen können („Interrenalorgan“). Im zweiten, am anderen Läppchenende liegenden Abschnitt („Suprarenalorgan“) trifft man sympathische Ganglienzellen, die mit ihrem Mutterboden, d. h. mit dem sympathischen Grenzstrang, durch zarte Nervenfäden zeitlebens in Verbindung bleiben und demgemäss ebenfalls eine segmentale Anordnung zeigen.

Sie ziehen sich über das vordere Ende des Geschlechtstheiles der Urniere (vergl. das Urogenitalsystem) hinaus und verbinden sich weiter nach hinten so mit diesem und der eigentlichen Niere, dass sie leicht übersehen werden. Gerade im Bereich des Geschlechtstheiles der Urniere und der eigentlichen Niere zeigen sie eine streng segmentale Anordnung, während sie nach vorne unregelmässig werden und,

[1]) Wie schon oben angedeutet, erheischen diese Vorgänge noch genauere Untersuchungen, denn die Angaben der verschiedenen Autoren lauten darüber bis jetzt noch sehr verschieden, ja widersprechen sich sogar zum Theil.

So fasst Gottschau die Marksubstanz bei Säugethieren nicht als eine nervöse, sondern als eine der Rinde ähnliche Masse auf, ja er scheint der Annahme zuzuneigen, dass sich die Marksubstanz geradezu aus der Rindenschicht entwickelt, dass also keine principiellen Unterschiede in der Genese beider existiren!

Er leugnet nicht das Vorkommen von nervösen Elementen in der Marksubstanz, allein er erklärt sie für so inconstant, dass man davon absehen müsse, sie als specifisch für dieselbe zu betrachten. Jedenfalls erfolgt nach seinen Untersuchungen die Anlage derselben ungleich später als diejenige der Rindenschicht.

miteinander confluirend, die sogenannten Axillarherzen bilden (SEMPER).

Das Interrenalorgan legt sich, wie oben schon erwähnt, ursprünglich segmental und paarig an. Es entsteht früher als das Suprarenalorgan, und zwar handelt es sich dabei um eine Proliferation des Cölomepithels an der Wurzel des Gekröses. Die Anlage erstreckt sich anfangs ebenso weit als der Mesonephros nach vorne; der vorderste Theil geht aber bald in Mesenchym über. Unmittelbar nach seinem ersten Auftreten fliesst das Organ mit dem der anderen Seite zusammen, sodass daraus ein unpaarer, unsegmentirter, solider cylindrischer Zellstrang hervorgeht, der in der Medianebene unter der Aorta liegt. Beziehungen zum Pro- oder Mesonephros sind bis jetzt nicht sicher nachgewiesen. Nach Lage und Entstehung ist das Organ dem von WENCKEBACH und ZIEGLER bei Teleostiern unter der Aorta beschriebenen Strang, aus welchem sich Blutkörperchen bilden, sehr ähnlich.

Bei **Teleostiern** sind die Nebennieren nicht überall in klarer und überzeugender Weise nachgewiesen; wo dies aber der Fall ist, handelt es sich, wie früher schon angedeutet wurde, um Beziehungen zu der in lymphoides (adenoides) Gewebe umgewandelten Vorniere. In anderen Fällen aber sind sie enge mit der Niere (Urniere) verbunden [1].

Bei **Amphibien** liegen sie entweder an der ventralen Seite der Urniere (Anuren) oder an deren medialem Rand (Urodelen).

Bei den **Amnioten** stellt die Nebenniere jeder Seite eine mehr einheitliche, in sich abgeschlossene Masse dar; während aber die Organe bei den Sauropsiden als ein goldgelbes, längliches, glattrandiges oder auch gelapptes Organ in unmittelbarer Nachbarschaft der keimbereitenden Drüsen getroffen werden, befinden sie sich bei Säugern, wo sie in einer gewissen Entwicklungsperiode sehr voluminöse Organe [2]) darstellen, in engster Verbindung mit den Nieren (Fig. 362 **B**, *N*, *N*), und diesen Lagebeziehungen verdanken sie auch ihren Namen [3]).

Ich kann dieses Capitel nicht abschliessen, ohne noch eines für die Nebennieren charakteristischen Umstandes Erwähnung gethan zu haben: ich meine ihren ausserordentlichen Blutreichthum. Die zahlreichen und verhältnissmässig starken Arterien stammen aus der Aorta, allein es handelt sich ausserdem noch um einen Pfortaderkreislauf. Derselbe ist nachgewiesen bei Amphibien und Reptilien.

Jener grosse Blutreichthum spricht für eine das ganze Leben andauernde, wichtige, physiologische Function der Nebennieren; worin aber letztere besteht, lässt sich bis jetzt durchaus nicht angeben, und alle darüber aufgestellten Meinungen erheben sich nicht über den Werth von Hypothesen.

---

[1]) Bei Dipnoërn sind die Nebennieren bis jetzt noch nicht nachgewiesen.

[2]) Beim menschlichen Fötus sind sie ungleich mächtigere Organe als bei den Säugethieren. Ja es giebt ein Fötalstadium, wo die Nieren von den Nebennieren an Grösse sogar übertroffen werden.

[3]) Es finden sich übrigens bei Säugern ausserdem „accessorische oder versprengte Nebennieren“ in der Nähe des Ovariums und Epoophorons, der benachbarten Venenstämme, in der Nähe der Epididymis, im Plexus pampiniformis, im ganzen Verlauf der Vena spermatica, in der Leber und im Bereich der Vena suprarenalis. Die meisten versprengten Nebennieren bestehen nur aus Rindensubstanz; nur die in unmittelbarer Nähe der Hauptmasse liegenden enthalten auch Marksubstanz.

Endlich sei noch des grossen Reichthums der Nebennieren vieler Säugethiere an Pigment, Lymphbahnen und Lymphfollikeln Erwähnung gethan. Was das Pigment betrifft, so handelt es sich um sehr zierliche, einen deutlichen ovalen Kern besitzende, Sternzellen, welche, miteinander anastomosirend, ein weitverzweigtes Pigmentnetz darstellen und in der Regel den Capillaren entlang angeordnet sind. Bald trifft man dieses Pigmentgewebe weniger, bald überaus reichlich entwickelt, was wohl auf verschiedenen physiologischen Zuständen des Organes beruht. Es erscheint nicht unmöglich, dass das Pigment von der Nebenniere selbst producirt, mit der Lymphe fortgeführt und in die zunächst liegenden Lymphdrüsen, welche sich häufig genug pigmentirt zeigen, abgelagert wird. Von diesem Gesichtspunkt aus würden dann die Lymphgefässe, welche sowohl peripher als auch central angeordnet sind und welche die Blutgefässe an Zahl weit übertreffen, als die von den alten Anatomen so lange Zeit vergeblich gesuchten Ausführungsgänge der specifischen Producte der Nebennieren angesprochen werden dürfen (H. Stilling).

Anhang.

Literaturverzeichniss.

Allgemeine Werke über Embryologie.

A. E. von Bär. *Ueber die Entwicklungsgeschichte der Thiere. Königsberg 1828—1837.*

F. M. Balfour. *Handbuch der vergl. Embryologie. Deutsch von B. Vetter. Jena 1881.*

E. van Beneden und Ch. Julin. *Recherches sur la formation des annexes foetales chez les Mammifères. (Lapin et Cheiroptères.) Arch. de Biologie. Tome V. 1884.*

Th. Bischoff. *Entwicklungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1842.*

R. Bonnet. *Grundriss der Entwicklungsgeschichte der Haussäugethiere. Berlin 1891.*

A. Dohrn. *Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels. Leipzig 1875.*

— —. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel, 1882 begonnen; in Fortsetzung begriffen.*

M. Duval. *Atlas d'embryologie. Paris 1888.*

M. Foster und F. M. Balfour. *Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der Thiere. Deutsch von N. Kleinenberg. Leipzig 1876.*

P. Fraisse. *Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren, besonders Amphibien und Reptilien. Cassel und Berlin 1885.*

A. Götte. *Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.*

A. Haddon. *An Introduction to the Study of Embryology. London 1887.*

E. Haeckel. *Natürliche Schöpfungsgeschichte. Leipzig 1889.*

— —. *Studien zur Gastraeatheorie. Jena 1877 und Jenaische Zeitschrift VIII und IX, 1874 und 1875.*

— —. *Anthropogenie. Leipzig 1891.*

O. Hertwig. *Die Coelomtheorie. Jena 1881.*

— —. *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. Jena 1893.*

W. His. *Unsere Körperform. Leipzig 1878.*

— —. *Anatomie menschlicher Embryonen (mit Atlas). Leipzig 1880—1885.*

— —. *Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). Rückblick nebst kritischer Besprechung einiger neuerer entwicklungsgesch. Arbeiten. Arch. f. Anat. und Physiol. 1882.*

A. Kölliker. *Entw.-Geschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.*

— —. *Grundriss der Entw.-Geschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1880. II. Aufl. 1884.*

Ch. Sedgwick Minot. *Human Embryology. New-York 1892.*

— —. *A Bibliography of Vertebrate Embryology. Boston 1892. (Enthält über 3000 Nummern.)*

C. Rabl. *Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrb. Bd. XV u. XIX. 1889, 1892.*

H. Rathke. *Entw.-Geschichte der Wirbelthiere. Leipzig 1861.*

R. Remak. *Untersuch. über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1850—1855.*

G. Romiti. *Lezioni di embriogenia umana e comparata dei vertebrati. Siena 1881, 1882, 1888.*

W. Roux. *Ueber die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo. Leipzig 1883.*

— —. *Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Leipzig 1883.*

— —. *Beitr. z. Entwicklungsmechanik des Embryo. No. 4. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX.*

— —. *Die Entwicklungsmechanik der Organismen, eine anatomische Wissenschaft der Zukunft. 1890.*

— —. *Ueber das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Verhdlgen d. Anatom. Gesellschaft. 1892.*

Schenk. *Lehrbuch der vergl. Embryologie der Wirbelthiere. Wien 1874.*

Selenka, E. *Studien über die Entwicklungsgeschichte der Thiere. Heft V. 2. Hälfte: Affen Ostindiens, Schluss; Keimbildung des Kalong (Pteropus edulis); Dottersack und Placenta des Kalong, von R. Göhre. Wiesbaden 1892.*

Heft I: Keimblätter und Primitivorgane der Maus. 1883. — Heft II: Die Keimblätter der Echinodermen. 1883. — Heft III: Die Blätterumkehrung im Ei der Nagethiere. 1884. — Heft IV: Das Opossum (Didelphys virginiana). 1887. — Band V. 1. Hälfte: Beutelfuchs und Känguruhratte (Phalangista u. Hypsiprimnus); zur Entstehungsgeschichte des Amnion; des Kantjil (Tragulus javanicus); Affen Ostindiens. 1891.

W. Waldeyer. *Archiblast u. Parablast. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII.*

H. Ernst Ziegler. *Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXII. 1888.*

Werke für vergleichende Anatomie im Allgemeinen.

Bronn's *Classen und Ordnungen des Thierreiches. (Am vollständigsten durchgearbeitet sind die Amphibien und Reptilien von C. K. Hoffmann. Die Abtheilung: Fische ist begonnen durch Hubrecht und Sagemehl, die der Vögel durch Selenka und Gadow, die der Säugethiere durch Giebel und Leche).*

G. Cuvier. *Leçons d'anatomie comparée, V. vol. Paris 1799—1805. Deutsch und mit Anmerkungen versehen von H. Froriep und J. F. Meckel. Leipzig 1809—1810. II. Aufl. des Franz. Textes. Paris 1835—1846.*

A. Gaudry. *Les enchainements du monde animal dans les temps géologiques. 1878 u. folg.*

E. Haeckel. *Generelle Morphologie d. Organismen. 2 Bde. Berlin 1866.*

T. H. Huxley. *Lectures on the elements of comparative anatomy. London 1864.*

F. Leydig. *Vom Bau des thierischen Körpers. I. Bd. 1. Hälfte. Tübingen 1864. (Mit Atlas).*

— —. *Untersuchungen z. Anatomie u. Histologie d. Thiere. Bonn 1883.*

— —. *Zelle und Gewebe. Neue Beiträge zur Histologie des Thierkörpers. Bonn 1885.*

J. F. Meckel. *System der vergl. Anatomie. VI Bde. Halle 1821—1833.*

H. Milne-Edwards. *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. VIII Bde. Paris 1857—1865.*

J. Müller. *Vergl. Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1834—1845.*

Iconographische Werke.

Lehr- und Handbücher der vergl. Anatomie.

F. Jeffrey Bell. *Comparative Anatomy and Physiology. London 1885.*

Blumenbach. *Handbuch der vergl. Anatomie. 1824.*

C. G. Carus. *Lehrbuch der vergl. Zootomie. II Bde. Leipzig 1834.*

C. G. Carus und Otto. *Erläuterungstafeln zur vergl. Anatomie. VIII Hefte. Leipzig 1826—1852.*

C. Claus. *Grundzüge der Zoologie. Marburg und Leipzig 1879.*

E. D. Cope. *The Vertebrata of the tertiary formations of the West. Book I. (Report of the United States geolog. Survey of the Territories. Vol. III.) Washington 1884.*

— — —. *The Origin of the fittest. New-York 1887.*

A. Ecker. *Icones physiologicae. Leipzig 1852—1859.*

H. Fol. *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie mit Einschluss der vergleichenden Histologie und Histogenie. Leipzig 1884 (nicht vollendet).*

C. Gegenbaur. *Grundzüge der vergl. Anatomie. Leipzig 1870.*

— —. *Grundriss der vergl. Anatomie. Leipzig 1878.*

G. B. Howes. *An Atlas of practical elementary Biology. London 1885.*

T. H. Huxley. *Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Deutsch v. Fr. Ratzel. Breslau 1873.*

F. Leydig. *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857. (Einziges Werk in seiner Art.)*

A. Macalister. *Introduction to Animal Morphology. II. Band (Vertebrates). London 1878.*

A. Milnes-Marshall u. C. H. Hurst. *A iunior Course of practical Zoology. II. Ed. London 1888.*

A. Nuhn. *Lehrb. d. vergl. Anatomie. 1878.*

R. Owen. *Anatomy of Vertebrates. London 1866—68.*

T. J. Parker. *A Course of Instruction in Zootomy (Vertebrates). London 1884.*

G. Pouchet et H. Beauregard. *Traité d'Ostéologie comparée. Paris 1889.*

O. Schmidt. *Handbuch der vergl. Anatomie. VIII. Aufl. Jena 1882.*

— —. *Handatlas der vergl. Anatomie. Jena 1852.*

v. Siebold u. Stannius. *Handbuch der Zootomie. Berlin 1854. Von dem Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere ist nur Bd. I. Heft 1—2 (die Anatomie der Fische, Amphibien u. Reptilien enthaltend) erschienen.*

S. Stricker. *Handbuch der Lehre von den Geweben etc. Leipzig 1871. Enthält neben genauen histologischen Angaben auch werthvolle vergl.-anatomische Mittheilungen.*

Carl Vogt u. Emil Yung. *Lehrbuch d. pract. vergleichenden Anatomie. Braunschweig 1885 (noch nicht vollendet).*

R. Wagner. *Lehrbuch der Zootomie. II Bde. Leipzig 1843—1848.*

— —. *Icones zootomicae. Handatlas zur vergl. Anatomie. Leipzig 1841.*

R. Wiedersheim. *Lehrbuch der vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Jena 1886. Vergl. auch Elements of comparative Anatomy adapted from the German of R. Wiedersheim by W. N. Parker, with Additions by the author and the translator. London 1886. Weitere Zusätze finden sich in der russischen, französischen und italienischen Ausgabe.*

K. Zittel. *Handbuch der Paläontologie. München u. Leipzig. (Wirbelthiere in Fortsetzung begriffen.)*

Wichtige periodisch erscheinende Schriften vergl.-anatomischen, embryologischen und histologischen Inhaltes.

Abhandlungen und Monatsberichte *der K. Preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin.*

Anatomische Hefte, *herausgeg. von Fr. Merkel und R. Bonnet. (Seit 1891.)*

Anatomischer Anzeiger, *Centralblatt für die gesammte wissenschaftliche Anatomie. Herausgeg. v. K. Bardeleben (Jena). Besteht seit Juni 1886. (Enthält sehr werthvolle Literaturberichte.)*

Arbeiten, Morphologische, *herausgeg. v. G. Schwalbe.*

Archiv für Physiologie *von J. C. Reil und Autenrieth. Fortsetzung desselben: Deutsches Archiv für Physiologie v. J. F. Meckel, später: Archiv für Anatomie und Physiologie, von J. F. Meckel, dann: Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftl. Medicin v. J. Müller, fortgesetzt v. C. B. Reichert und E. Du Bois-Reymond, endlich als Archiv für Anatomie und Physiologie vereinigt mit der von W. His und W. Braune herausgegebenen Zeitschr. f. Anatomie u. Entwicklungsgesch.*

Archiv für Naturgeschichte *v. Wiegmann, fortgesetzt v. Erichson u. Troschel, besteht seit 1835.*

Archiv für mikroskopische Anatomie, *herausgeg. von M. Schultze; nach seinem Tode fortges. von W. Waldeyer und La Valette St. George; besteht seit 1865.*

Archiv de biologie, *herausgeg. von van Beneden u. Bambeke, exist. seit 1880.*
Archiv f. patholog. Anatomie. *(Enthält zahlreiche anatomische Beiträge.)*
Annals and Magazine of Natural history. *(Besteht seit 1838.)*
Annales (Mémoires) Archives du Muséum d'histoire naturelle. *Paris. (Bestehen seit 1878.)*
Annales des sciences naturelles. *Paris. (Bestehen seit 1824.)*
Biologisches Centralblatt. *Unter Mitwirkung von M. Rees und E. Selenka herausgegeben von J. Rosenthal (Erlangen). Besteht seit 1881.*
Denkschriften und Sitzungsberichte *der Kaiserl. Akademie zu Wien.*
Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, *herausgegeben von Fr. Merkel und R. Bonnet. I. Bd. Ueber das Jahr 1891.*
Internationale Monatsschrift für Anatomie und Histologie, *herausgegeben von W. Krause (Berlin). Besteht seit 1884.*
Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. *Jena. (Besteht seit 1864.)*
Journal of Anatomy and Physiology.
Journal *de l'anatomie et de physiologie normales et pathologiques de l'homme et des animaux (fondé par Charles Robin), publié par G. Pouchet et M. Duval.*
Journal of Morphology, *ed. by C. O. Whitman. (Besteht seit 1887.)*
Mémoires de l'Académie des Sciences de l'institute de France. *Paris.*
Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. *Leipzig. (Besteht seit 1878.)*
Monthly Microscopical Journal.
Morphologisches Jahrbuch, *herausgeg. von C. Gegenbaur. (Besteht seit 1876.)*
Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae.
Philosophical Transactions of the Royal Society. *London. (Bestehen seit 1801.)*
Quart. Journal of Microscopical Science. *London. (Besteht seit 1852.)*
Proceedings of the Zoological Society of London. *London. (Bestehen seit 1830.)*
Sitzungsberichte *der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München.*
Transactions of the Zoological Society of London. *(Bestehen seit 1883 und reichen bis 1855.)*
Verhandlungen *der physikalisch-medicinischen Gesellschaft in Würzburg.*
Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, *herausgeg. von v. Siebold und Kölliker, später unter Betheiligung von Ehlers. (Besteht seit 1849.)*
Zoologischer Anzeiger, *herausgeg. von V. Carus. Leipzig. (Besteht seit 1878.)*
Zoologische Jahrbücher, *herausgeg. von J. W. Spengel. (Bestehen seit 1886.)*

Jahresberichte.

Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie, *als Fortsetzung der Henle-Meissner'schen Jahresberichte, herausgeg. von F. Hofmann und G. Schwalbe. (Exist. seit 1873.)*
Zoologischer Jahresbericht, *herausgeg. von der Zoologischen Station zu Neapel. (Exist. seit 1881.)*

Verzeichniss wichtiger, auf einzelne Thiere und Thiergruppen resp. auf einzelne Organsysteme sich erstreckender Arbeiten (Monographieen etc.).

Fische und Dipnoër.

A. Agassiz. *1) The Development of Lepidosteus. Proc. Amer. Acad. of arts and sciences. Vol. XIII.*
— —. *On the young stages of some osseous fishes. I. II. III. Development of the Flounders. Proc. Am. Acad. XIII, 1877, und ebendaselbst XIV, 1878 und XX, 1884.*

A. Agassiz and **C. O. Whitman.** *The development of osseous fishes I. The pelagic stages of young fishes. Mem. of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. XIV. No. I. part. 1. 1885.*

L. Agassiz. *Recherches sur les poissons fossiles. V vol. av. atlas 1833—1843.*

H. Ayers. *Beitr. zur Anatomie und Physiologie der Dipnoër. Jen. Zeitschrift f. Naturw. Bd. XVIII N. F. XI. Bd. 1884.*

F. M. Balfour. *A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.*

F. M. Balfour and **W. N. Parker.** *On the Structure and Development of Lepidosteus. Philos. Trans. of the Royal Society. 1882.*

Th. Bischoff. *Lepidosiren paradoxa. Leipzig 1840.*

P. Bujor. *Contribution à l'étude de la Métamorphose de l'Ammocoetes branchialis en Petromyzon Planeri. Thèse présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Genève etc. Revue Biologique du Nord de la France, T. III. 1891.*

Cuvier et Valenciennes. *Hist. nat. des poissons. XXII vol. 1828—1848.*

C. Emery, *Fierasfer. Studi intorno alla Sistematica, l'Anatomia e la Biologia delle specie mediterranee di questo genere. Reale Accademia dei Lincei 1879—80. Anno CCLXXVII.*

A. Fritsch. *Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Performation Böhmens. Bd. II. Heft 3. Die Lurchfische, Dipnoi. Nebst Bemerkungen über Silurische und Devonische Lurchfische. Prag 1888. Bd. III. Selachii (Traquairia, Protacanthodes, Acanthodes). Actinopterygii (Megalichthys, Trissolepis). Prag 1893.*

S. Garman. *Chlamydoselachus anguineus Garm. a living species of cladodont shark. Bull. of the Museum of comparat. Zoology at Harvard College. Vol. XII. Nro. 1.*

A. Götte. *Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges (Petromyzon fluv.). I. Theil. Leipzig 1890.*

A. Günther. *Ceratodus. Philos. Trans. of the Royal Society. London 1871.*

— —. *(Deutsche Uebersetzung von G. von Hayek.) Handbuch der Ichthyologie. Wien 1886.*

F. Guitel. *Rech. sur les Lepadogasters. Arch. de Zool. exp. et gen. 2e Série. Vol. VI. (Enthält eine Beschreibung aller Organsysteme und der Entwicklung.)*

C. Hasse. *Das natürliche System der Elasmobranchier auf Grundlage des Baues und der Entwicklung ihrer Wirbelsäule. Jena 1879. Besonderer Theil, I. und II. Lieferung. Jena 1882. Ergänzungsheft 1885.*

— —. *Beitrag zur allgemeinen Stammesgeschichte der Wirbelthiere. Jena 1883.*

B. Hatschek. *Studien über Entwicklung des Amphioxus. Arbeiten aus dem Zool. Inst. der Universität Wien, 1882.*

G. B. Howes. *On the Affinities, Inter-Relationships and Systematic Position of the Marsipobranchii. Trans. Biol. Soc., Liverpool. Vol. VI. 1892.*

A. A. W. Hubrecht und **Sagemehl.** *Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Abthl. Fische. (Bis jetzt sind nur wenige Lieferungen erschienen.)*

J. Hyrtl. *Lepidosiren paradoxa. Abhdl. d. böhm. Gesellsch. d. Wiss. 1845.*

Ch. Julin. *Rech. sur l'anatomie de l'Ammocoetes. Extr. du Bull. scientif. du Departement du Nord. 7. Ser. X. Année. — 1887. (Behandelt die Kopfnerven, die Gl. thyreoidea und den N. lateralis.)*

C. Kupffer. *Die Entwicklung des Herings im Ei. Jahresbericht der Commission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere in Kiel für die Jahre 1874—76. Berlin 1878.*

— —. *Die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890.*

P. Langerhans. *Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Verhandlungen d. Naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i. B. 1875.*

— —. *Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII.*

Lankester, E. Ray. *Contributions to the Knowledge of Amphioxus lanceolatus Yarrell, in: Quart. Journ. Micr. Science (new Series). No. 124. Vol. 31. 1890.*

Lankester and **Willey.** *The development of the atrial chamber of Amphioxus, in: Quart. Journ. Micr. Science (new Series). No. 124. Vol. 31. 1890.*

Fr. Leydig. *Beiträge zur mikrosk. Anatomie und Entw.-Geschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.*

— —. *Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.*

— —. *Zur Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa. Arch. f. Anatomie und Physiologie, 1851.*

J. H. List. *Zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische (Labriden), I. Theil. Morpholog. Ergebnisse. Arbeiten aus d. Zool. Institut zu Graz. II. Bd. No. 1. Leipzig 1887.*

J. Müller. *Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden. Berlin 1846.*

— —. *Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen des Branchiostoma lumbricum. Abhandlungen der Berliner Akademie, 1844.*

— —. *Vergl. Anatomie der Myxinoiden. 1833—1843.*

J. P. Nuel. *Quelques phases du développement du Petromyzon Planeri. Arch. d. Biologie. Vol. II. 1881.*

R. Owen. *Description of Lepidosiren annectens. Trans. Linn. Soc. XVIII.*

Ph. Owsjannikow. *Zur Entwickl. d. Flussneunauges. Vorläuf. Mittheilg. Bull. Acad. Impér. des Sciences de St.-Petersbourg. Tome XIII. 1889.*

T. J. Parker. *Studies in New-Zealand Ichthyology. I. On the Skeleton of Regalecus argenteus. Transact. of the Zoologic. Society. Vol. XII. part. 1. 1886.*

W. N. Parker. *On the Anatomy and Physiology of Protopterus annectens. Transact. R. Irish Acad. Vol. XXX, P. 3. 1892. (Vergl. auch den Auszug in Proc. R. Soc. London. Vol. 49. 1891.)*

H. B. Pollard. *On the Anatomy and Phylogenetic Position of Polypterus. Zoolog. Jahrb. Bd. V. 1892. (Umfasst das Skelet, die Muskeln, Hautsinnesorgane, Nerven u. Gefässe des Kopfes, ferner Schultergürtel, Brustflosse, Thymus und Thyreoidea.)*

J. A. Ryder. *A contribution to the Embryography of osseous fishes with special reference to the development of the Cod (Gadus morrhua). Extracted from the Annual report of the commissioner of fish and fisheries for 1882. Washington 1884.*

W. Rolph. *Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.*

W. Salensky. *Entwicklung des Sterlets (Acipenser ruthenus). II Thle. Verhdlg. der naturf. Gesellsch. zu Kasan, 1878—1879. Franz. Uebersetz. im Arch. de Biol. T. II, fasc. 2, 1881.*

A. Schneider. *Beiträge zur vergl. Anatomie und Entw.-Geschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879. (Enthält werthvolle Notizen über Amphioxus, Petromyzon und als Anhang: „Grundzüge einer Myologie der Wirbelthiere".)*

W. B. Scott. *Beiträge zur Entw.-Geschichte der Petromyzonten. Morphol. Jahrb. Bd. VII.*

— — —. *Development of Petromyzon. Journ. of Morphol. Vol. I. 1887.*

C. Semper. *Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen. Arb. aus d. Zool.-zoot. Inst. zu Würzburg. Bd. II. 1875.*

A. Shipley. *On some points in the Development of Petromyzon fluviatilis. Quart. Journ. of microscop. Science. Vol. XXVII. 1887.*

C. Vogt. *Embryologie des Salmones. Neuchâtel 1842.*

R. Wiedersheim. *Zur Biologie von Protopterus. Anat. Anzeiger, 1887.*

J. W. van Wijhe. *Ueber Amphioxus. Anat. Anz. VIII. Jahrg. 1893. (Behandelt den vorderen Körpertheil, mit Ausnahme des Gehirns.)*

A. Willey, *The later larval development of Amphioxus, in: Quart. Journ. Micr. Science for March 1891.*

R. Wright, J. Mc. Murrich, A. Macallum, T. Mackenzie. *Contrib. to the Anatomy of Amiurus. Proceed. Canad. Inst. Toronto. N. S. Vol. II. No. 3. Toronto 1884.*

Amphibien.

F. Bayer. *Ueber das Skelet der Pelobatiden. Ein Beitrag zur vergl. Osteologie der Amphibien. Abhandl. der K. böhm. Gesellsch. der Wissensch. 1884. (Böhmischer Text mit deutscher Tafelerklärung.)*

E. D. Cope. *The Batrachia of North America. Bull. of the United States National Museum. No. 34. Smithsonian Institution Serial Number 45. Washington 1889.*

H. Credner. *Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. (Zeitschr. d. Deutschen Geolog. Gesellschaft.) Leipzig 1881—86 (in Fortsetzung begriffen).*

— —. *Die Urvierfüssler [Eotetrapoda] (vergl. die Literatur über das Skelet).*

A. Dugès. *Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs differents âges. Paris 1834.*

A. Ecker. *Icones physiologicae. Leipzig 1851—59.*

A. Ecker u. R. Wiedersheim. *Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—1882.*

J. G. Fischer. *Anatomische Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1864.*

A. Fritsch. *Fauna der Gaskohle und der Kalksteine Böhmens (vergl. die Literatur über die Fische und Dipnoër).*

A. Gaudry. *L'Actinodon (Mém. extr. des Nouvelles Archives du Museum d'Histoire naturelle.) Paris 1887.*

A. Götte. *Entw.-Geschichte der Unke. Leipzig 1875.*

C. K. Hoffmann. *Amphibien in Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Leipzig und Heidelberg 1873—78.*

J. Hyrtl. *Cryptobranchus japonicus. Schediasma anatomicum. Vindobonae 1865.*

F. Leydig. *Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.*

M. Rusconi. *Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestres Pavie 1854.*

M. Rusconi e Configliachi. *Del Proteo anguineo di Laurenti monografia. Pavia 1818.*

P. u. F. Sarasin. *Ergebnisse naturwissenschaftl. Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884—1886. II. Bd. I. u. II. Heft.*

— — —. *Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle. Ichthyophis glutinosus. Wiesbaden 1887—1890. (Enthält neben biolog. Notizen auch eine Menge interessanter morphologischer [embryologischer und histologischer] Thatsachen.)*

R. Wiedersheim. *Bemerkungen zur Anatomie des Euproctus Rusconii. Annal. del Museo civico di Stor. nat. di Genova. Vol. VII, 1875.*

— —. *Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.*

— —. *Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus. Versuch einer vergl. Anatomie der Salamandrinen. Genua 1875.*

— —. *Zur Anatomie des Amblystoma Weismanni. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII.*

— —. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Proteus anguineus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890.*

Harris H. Wilder. *A Contribution to the Anatomy of Siren lacertina. Zoolog. Jahrb. IV. Bd. 1891.*

Mehr biologischen Inhaltes sind:

V. Fatio. *Faune des Vertébrés de la Suisse. Vol. III. Hist. nat. des Reptiles et des Batraciens. Genève et Bâle 1872.*

F. Leydig. *Die Anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn 1877.*

— —. *Die Molche der württembergischen Fauna. Berlin 1867 und im Arch. f. Naturgeschichte. Bd. XXIII.*

Eine der wichtigsten Quellen für die Anatomie der Fische und der Amphibien ist das oben schon erwähnte Handbuch der Zootomie von Stannius.

Reptilien.

J. F. van Bemmelen. *Beiträge zur Kenntniss der Halsgegend bei Reptilien. I. Anatomischer Theil. Amsterdam 1888.*

Bojanus. *Anatome testudinis europaeae. Vilnae 1819—21.*

H. Credner. *(Vergl. dessen im Literaturverzeichniss über die Amphibien angeführten Schriften.)*

Duméril et Bibron. *Erpétologie générale. Paris 1834—1854.*

A. Günther. *Contrib. to the Anatomy of Hatteria (Rhynchocephalus). Philos. Trans. 1867.*

C. K. Hoffmann. *Reptilien in Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches.*

F. Leydig. *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.*

— —. *Ueber die einheimischen Schlangen. Zool. und anatom. Bemerkungen. Abhandlg. der Senckenbergischen naturforsch. Gesellsch. Bd. XIII. Frankfurt 1883.*

E. Mehnert. *Gastrulation und Keimblätterbildung der Emys lutaria taurica. I. Theil einer Entwicklungsgeschichte der Emys lutaria taurica. Morpholog. Arbeiten, herausgeg. von G. Schwalbe. I. Bd. 3. Heft. 1891. (Enthält ein Literaturverzeichniss von 275, die Entwicklung und die Geschichte der Keimblätter der Chordaten behandelnden Arbeiten.)*

K. Mitsukuri. *On the Foetal Membranes of Chelonia etc. Journ. of the College of Science, Imperial University, Japan. Vol. IV. 1891. (Vergl. auch Vol. I.)*

R. Owen. *Descript. and illustr. catalogue of the Fossil Reptilia of South Africa.*

H. Rathke. *Entwickl.-Geschichte 1) der Natter, 2) der Schildkröten, 3) der Crocodile. (Königsberg 1837, Braunschweig 1848 und 1866.)*

C. Smalian. *Beiträge zur Anatomie der Amphisbäniden. Zeitschrift f. wiss. Zoologie. Band XLII. 1885.*

R. Wiedersheim. *Zur Anat. und Phys. des Phyllodactylus europaeus etc. Morphol. Jahrb. I. 1876.*

— —. *Labyrinthodon Rütimeyeri. Abhdl. d. Schweizer Paläontol. Gesellsch. Vol. V. 1878.*

K. Zittel. *Ueber Flugsaurier aus dem lithogr. Schiefer Bayerns. Palaeontographica N. F. IX. 2. (XXIX.)*

Eine der wichtigsten Quellen für die Anatomie der Reptilien ist das oben schon erwähnte Handbuch der Zootomie von Stannius.

Bezüglich der fossilen Reptilien verweise ich auf die Palaeontographica und andere paläontologische Zeitschriften. (Vergl. auch die Schriften von Marsh und Cope.)

Vögel.

G. Baur. *W. K. Parker's Bemerkungen über Archaeopteryx 1864. Enthält zugleich eine Zusammenstellung der wichtigsten Literatur über diesen Vogel. Zool. Anzeiger 1886.*

G. Cuvier. *Leçons d'anatomie comparée. II. édit. T. IV. Paris 1835.*

W. Dames. *Ueber Archaeopteryx. Paläontol. Abhdlg., herausgeg. von W. Dames und E. Kayser. Bd. II. Heft 3. Berlin 1884.*

M. Fürbringer. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. I. Specieller Theil: Brust, Schulter und proximale Flügelregion der Vögel. II. Allgemeiner Theil: Resultate und Reflexionen auf morphol. Gebiete, systematische Ergebnisse und Folgerungen. Amsterdam 1888. Vergl. auch den Auszug im Biolog. Centralblatt. Bd. IX. und X.*

O. C. Marsh. *Odontornithes, a Monograph on the extinct toothed birds of North-America. Washington 1880.*

M. v. Menzbier. *Vergl. Osteologie der Pinguine. In Anwendung zur Haupteintheilung der Vögel. Bull. de la Société Imp. des Naturalistes de Moscou. 1887. No. 2. (Enthält reiche Beiträge zur Genealogie der Vögel.)*

A. Milne-Edwards. *Recherches sur la faune ornithologique éteinte des îles Mascareignes et de Madagascar. 1866—1879.*

R. Owen. *1) Aves; in Todd's Cyclopaedia I. 2) On the anatomy of the southern apteryx. Transact. Zool. Soc. Vol. II, III.*

W. K. Parker. *On the Morphology of the Duck and the Auk Tribes. R. Irish Academy. Cunningham Memoirs. No. VI. Dublin 1890. (Behandelt das ganze Skeletsystem.)*

T. Jeffery Parker. *Observations on the Anatomy and Development of Apteryx. Philos. Transact. Royal Soc. London. Vol. 182. 1891. Additional Observations etc. Ebendaselbst Bd. 183, 1892.*

A. de Quatrefages. *Les Moas et les chasseurs de Moas. Annales des scienc. nat. Zool. und Palaeontologie T. XVI. No. 4. 5. 6. Paris 1883.*

E. Selenka. *Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Abtheil.: Vögel. (Bis jetzt sind nur wenige Lieferungen erschienen.)*

F. Tiedemann. *Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Heidelberg 1810—1814.*

Zahlreiche anatomische Angaben von R. Wagner u. Nitsch finden sich in Naumann's „Naturgeschichte der Vögel Deutschlands".

Alle übrigen Werke über die Vögel befassen sich nur mehr oder weniger mit einzelnen Organsystemen. (Vergl. die Literatur hierüber.)

Säugethiere.

Van Beneden u. Gervais. *Ostéographie des Cetacées. Paris 1868—1880.*

H. Blainville. *Ducrotay de, Ostéographie ou description iconographique comp. des Mammifères rec. et fossiles. 4 Bde. Text und Atlas mit 323 Taf. Paris 1839—1864.*

Brandt. *Untersuchungen über die fossilen und subfossilen Cetaceen Europas. Mém. Acad. Petersbourg 1873.*

Bronn's *Classen und Ordnungen des Thierreiches. Die Säugethiere sind bearbeitet von Giebel und Leche (noch nicht vollendet).*

Burmeister. *Annales del Museo publico de Buenos-Aires, 1874—1889.*

W. H. Caldwell. *The Embryology of Monotremata and Marsupialia Part. I. Philos. Transact. Royal Soc. London. Vol. 178. 1887. (Enthält zugleich die gesammte Monotremen- und Marsupialier-Literatur.)*

L. Camerano. *Ricerche intorno all' anatomia di un feto di Otaria jubata (Forster). Memorie della Reale Accademia delle Scienze di Torino. Ser. II. Tom. XXXV. 1882.*

E. D. Cope. *Report upon the U. St. Geogr. Surveys west of 100th Meridian. Vol. IV. Paleontology, 1877. (Vergl. auch dessen zahlreiche Abhandlungen in den Proceed. of the Philadelphia Academy of nat. hist. und im American Naturalist.)*

G. Cuvier. *Rech. sur les ossements fossiles. 4. Ed. 1834—36.*

W. Ellenberger und **H. Baum.** *Systemat. und topogr. Anatomie des Hundes. Berlin 1891.*

Eschricht. *Zoologisch-anatomisch-physiologische Untersuchungen über die nordischen Walthiere. Leipzig 1849.*

Y. Delage. *Histoire du Balaenoptera musculus. Arch. d. Zool. expérimentale et générale. 2. sér. t. III. 1885 ed. 1887.*

Filhol. *Recherches sur les Phosphorites du Quercy. Études sur les fossiles qu'on y rencontre et spécialement les mammifères. Annal. des scienc. géolog. VII. VIII. Mammifères fossiles de St.-Gérard le Puy. Ibid. X. Mammifères de Ronzon, XII. Vergl. auch XIV, XXI.*

A. Fleischmann. *Embryol. Untersuchungen. A. Die Stammesgeschichte der Nagethiere. B. Die Umkehr der Keimblätter. Wiesbaden 1891.*

J. J. Fletscher. *Catalogue of papers and works relating to the mammalian orders, Marsupialia and Monotremata. Extracted from Vol. IX. part 3, of the Proceedings of the Linnean Society of New South Wales. (Enthält auf 55 Seiten ein ausführl. Literaturverzeichniss über Marsup. und Monotremen.)*

W. H. Flower. *Introduction to the Osteology of the Mammalia. 3th ed. London 1885.*

L. Frank. *Anatomie der Hausthiere. Stuttgart 1871.*

A. Gaudry. *Animaux fossiles et Géologie de l'Attique. Paris 1862—67.*

— —. *Die Vorfahren der Säugethiere in Europa. Aus dem Französischen übersetzt von W. Marshall. Leipzig 1891.*

C. Giacomini. *Annotazioni sulla Anatomia del Negro. Fünf Abtheilungen. Torino 1878—1892.*

C. G. Giebel. *Die Säugethiere in zoologischer, anatomischer und paläontologischer Beziehung. 1855.*

Gurlt. *Handbuch der vergl. Anatomie der Haussäugethiere. Berlin 1860.*

W. Kowalewsky. *Sur l'Anchitherium Aurelianense Cuv. (Académie de St.-Petersbourg, 1873.) — Osteology of the Hyopotamidae. Philosophic. Transactions, 1873. — Versuch einer natürl. Classification der fossilen Hufthiere. Monographia der Gattung Anthracotherium, Palaeontographica, 1876.*

W. Kückenthal. *Vergl. anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren. I. Theil (Haut, Hand und Centralnervensystem der Cetaceen). Jena 1889.*

— —. *Ueber die Entstehung und Entwicklung des Säugethierstammes. Biolog. Centralbl. XII. Bd. No. 13. 1892.*

Leisering und **Müller.** *Handbuch der vergl. Anatomie der Haussäugethiere. 1885.*

Leyh. *Handbuch der Anatomie der Hausthiere. 1850.*

W. Leche. *Zur Anatomie der Beckenregion bei Insectivora etc. K. Schwed. Acad. d. Wissensch. Bd. XX. 1882.*

— —. *Ueber die Säugethiergattung, Galeopithecus. Ebendaselbst Bd. XXI. No. 11. 1885.*

L. Leidy. *The ancient Fauna of Nebraska. 1853.*

— —. *Contrib. to the extinct Vertebrate Fauna of the Western Territories. United States' Geological Survey. I. Washington 1873.*

O. C. Marsh. *Dinocerata, an extinct order of gigantic Mammals. Washington 1884.*

— — —. *Zahlreiche Abhandlungen im Americ. Journ. Sc. 1874—1892.*

J. F. Meckel. *Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica. Leipzig 1826.*

H. F. Osborn. *Present Problems in Evolution and Heredity. The Cartwright Lectures for 1892. Reprint. from the Medical Record. Feb. 20, March 5, April 23 and May 14, 1892.*

R. Owen. *Extinct Mammals of Australia. London 1877. Mit 131 Tafeln.*

— —. *Monogr. of the fossil Mammalia of the mesozoic formation. Palaeontol. Society 1871.*

Rapp. *1) Anatom. Untersuchungen über die Edentaten. 2) Die Cetaceen. Stuttgart und Tübingen 1837.*

L. Rütimeyer. *Die Fauna der Pfahlbauten der Schweiz. Basel 1861.*

— —. *Beitr. zur Kenntniss der fossil. Pferde. Basel 1863.*

— —. *Ueber die Herkunft unserer Säugethiere. Basel 1867.*

— —. *Versuch einer natürl. Geschichte des Rindes. Abh. der Schweiz. palaeontol. Gesellschaft. Bd. XXII. 1877 fg.*

— —. *Die natürl. Geschichte der Hirsche. Ebendaselbst 1880.*

— —. *Die eocäne Säugethierwelt von Egerkingen. Ebendaselbst 1891.*

O. Schmidt. *Die Säugethiere in ihrem Verhältniss zur Vorwelt. (Internationale wissenschaftl. Bibliothek. 45. Band.) Leipzig 1884.*

M. Weber. *Studien über Säugethiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen. Jena 1886.*

— —. *Anatomisches über Cetaceen. Morphol. Jahrb. Bd. XIII. 1888. (Handelt über Carpus und Magen.)*

— —. *Zoolog. Ergebnisse einer Reise in Niederländ. Ost-Indien. Bd. II. Beitr. z. Anat. und Entwickl. des Genus Manis. Leiden 1891.*

R. Wiedersheim. *Der Bau des Menschen als Zeugniss für seine Vergangenheit. Berichte d. naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i. B. Bd. II. 1887.*
II. Aufl. (illustrirt) separat erschienen. Freiburg i. B. 1893.

Bezüglich weiterer Schriften vergl. Owen, Milne-Edwards, Camper, Peters, Duvernoy u. v. A. Vergl. auch die Abhandlungen der deutschen, englischen, französischen und holländischen Academieen und Gesellschaften.

Literaturangaben über die einzelnen Organsysteme.

A. Integument[1]).

a) Fische.

A. Bottard. *Les Poissons venimeux, Contribution à l'Hygiène navale. Paris 1889. (Enthält eine ausführliche Uebersicht der Literatur über die Giftorgane bei Fischen.)*

P. Bujor. *(Vergl. dessen Aufsatz im „Verzeichniss wichtiger, auf einzelne Thiere und Thiergruppen sich erstreckender Arbeiten" etc.)*

G. Fritsch. *Die äussere Haut und die Seitenorgane des Zitterwelses (Malopterurus electricus). Sitz.-Ber. d. K. Preuss. Acad. der Wissensch. XXII. 1886.*

— —. *Die elektrischen Fische. Leipzig 1887 und 1890.*

[1]) *Vergl. auch die Literaturangaben über die Sinnesorgane.*

A. A. W. Hubrecht. *Fische; in Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches.*

P. Langerhans. *Unters. über Petromyzon Planeri. Verhandl. der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. Br. 1875.*

— —. *Unters. über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.*

R. v. Lendenfeld. *Die Leuchtorgane der Fische. Biol. Centralbl. Bd. VII. 1887.*

F. Leydig. *Anat.-hist. Unters. über Fische und Reptilien. Berlin 1853.*

— —. *Beiträge z. mikr. Anat. und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.*

— —. *Die augenähnlichen Organe der Fische. Bonn 1881.*

— —. *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857.*

— —. *Neue Beitr. zur anatomischen Kenntniss der Hautdecke und Sinnesorgane der Fische. Halle 1879.*

— —. *Zur Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. III. 1867.*

— —. *Integument brünstiger Fische und Amphibien. Biolog. Centralbl. Bd. XII. 1892.*

J. List. *Ueber Wanderzellen im Epithel. Zool. Anzeig. No. 198. VIII. Jahrg. 1885. Vergl. auch Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXV.*

W. N. Parker. *On the poison-organs of Trachinus. Anat. Anz. III. Jahrg. 1888.*

W. Rolph. *Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.*

Maria Sacchi. *Sulla struttura del tegumento negli embrioni ed avannotti del Salmo lacustris. Rend. del R. Istituto Lombardo. Vol. XX. fasc. XV—XVI. Milano 1887.*

F. E. Schulze. *Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. III.*

— — —. *Ueber cuticulare Bildungen und Verhornungen von Epithelzellen bei Wirbelthieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. V (erstreckt sich auch auf andere Wirbelthierklassen).*

M. Schultze. *Die kolbenförmigen Gebilde in der Haut von Petromyzon und ihr Verhalten im polaris. Licht. Arch. f. Anat. u. Phys. 1861.*

B. Solger. *Zur Kenntniss der Verbreitung von Leuchtorganen bei Fischen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIX.*

— —. *Ueber pigmentirte Zellen und deren Centralmasse. Mittheil. d. naturw. Vereines von Neuvorpommern und Rügen. 22. Jahrg. 1890.*

G. Wolff. *Die Cuticula der Wirbelthierepidermis. Jenaische Zeitschrift. Bd. XXIII. N. F. XVI. 1889.*

b) Amphibien.

J. Carrière. *Die postembryonale Entwicklung der Epidermis des Siredon pisciformis. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV. 1884.*

Drasch. *Ueber die Giftdrüsen des Salamanders. Verhandlg. d. Anat. Gesellsch. auf der VI. Versammlung zu Wien, 1892.*

A. Ecker u. R. Wiedersheim. *Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—82. Osteologie und Myologie in II. Aufl. 1886.*

B. Haller. *Ueber das blaue Hochzeitskleid des Grasfrosches. Zool. Anz. No. 207. 1885.*

C. K. Hoffmann. *Bronn's Classen u. Ordnungen des Thierreiches. Abth. Amphibien.*

O. Huber. *Ueber Brunstwarzen bei Rana temporaria. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV. 1887.*

P. Langerhans. *Ueber die Haut der Larve von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX.*

F. Leydig. *Die Anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn 1877.*

— —. *Die Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.*

— —. *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857.*

— —. *Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.*

— —. *Zum Integument niederer Wirbelthiere abermals. Biolog. Centralbl. XII. Bd. No. 14 und 15. 1892. (Behandelt vorzugsweise Amphibien, daneben auch Fische, Reptilien und Mollusken. Der Verfasser giebt darin eine Uebersicht über alle seine zahlreichen Arbeiten, soweit sie sich auf das Integument der Wirbelthiere beziehen.)*

Paulicki. *Ueber die Haut des Axolotls. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXIV. 1884.*

W. Pfitzner. *Die Epidermis der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. VI. 1880.*

— —. *Die Leydig'schen Schleimzellen in der Epidermis der Larve von Salamandra maculosa. Inaug.-Diss. Kiel 1879.*

P. und F. Sarasin. *Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle Ichthyophis glutinosus (vergl. die Literatur der Monographieen).*

A. Schuberg. *Ueber den Bau und die Function der Haftapparate des Laubfrosches. In: Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut Würzburg. Bd. X. 1891.*

P. Schulz. *Ueber die Giftdrüsen der Kröten und Salamander. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV. 1889.*

R. Wiedersheim. *Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.*

— —. *Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien und die Glandula intermaxillaris der Anuren. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. XXVII.*

c) Reptilien.

A. Batelli. *Beiträge zur Kenntniss des Baues der Reptilienhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII.*

H. Blanchard. *Recherches sur la structure de la peau des lézards. Bull. de la Soc. zool. de France 1880.*

M. Braun. *Zur Bedeutung der Cuticularborsten auf den Haftlappen der Geckotiden. Arch. aus d. zool.-zoot. Institut in Würzburg. Bd. IV.*

O. Cartier. *Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. Verhandl. der phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. III, V.*

E. Ficalbi. *Ricerche istologiche sul Tegumento dei Serpenti. Atti d. Soc. Toscana d. Scienze nat. Vol. IX. 1888. (Ein Auszug in französ. Sprache erschien im Arch. Ital. de Biologie. T. X. Turin 1888.)*

— —. *Osserv. sulla Istologia della Pelle dei Rettili Cheloniani. Atti d. R. Accadem. dei Fisiocritici. Ser. IV. Vol. I. Siena 1889.*

C. K. Hoffmann. *Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Abthl.: Reptilien.*

C. Kerbert. *Ueber die Haut der Reptilien und anderer Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII.*

Lvoff. *Beitr. zur Histologie der Haut der Reptilien. Bulletin, Moscou 1885.*

d) Vögel.

H. R. Davies. *Zur Entwicklung der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integumentalgebilden. Morph. Jahrb. Bd. XV. 1889. (Enthält u. A. eine ausgedehnte Literaturübersicht.)*

W. Dames. *Ueber Archaeopteryx. (Vergl. die allg. Uebersicht der Vogel-Literatur).*

E. Ficalli. *Sulla architettura istologica di alcuni peli degli uccelli con considerazioni sulla Filogenia dei peli e delle penne. Atti della Società Toscana di Science Naturali Memor. Vol. XI. 1890.*

E. Gardiner. *Beitr. zur Kenntniss des Epitrichiums und der Bildung des Vogelschnabels. Inaug. Dissert. Leipzig 1884.*

V. Haecker. *Ueber die Farben der Vogelfedern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890.*

F. Leydig. *Lehrbuch der Histologie. Frankfurt 1857.*

Th. Studer. *Die Entwicklung der Federn. Inaug.-Diss. Bern 1873.*

— —. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Feder. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX.*

e) Säuger (Milchdrüsen).

A. Alsheimer. *Ueber die Ohrenschmalzdrüsen. Inaug.-Dissert. Würzburg 1888.*

K. v. Bardeleben. *Ueber 600 neue Fälle von Hyperthelie bei Männern. Verhdl. d. Anat. Gesellschaft auf der VI. Versammlung zu Wien, 1892.*

R. Blanchard. *Sur un cas de polymastie et sur la signification des mamelles surnuméraires. Bull. de la Société d'anthropologie, Séance du 19 Mars 1885.*

A. Blaschko. *Beiträge zur Anatomie der Oberhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXX.*

J. E. V. Boas. *Ein Beitrag zur Morphologie der Nägel, Krallen, Hufe und Klauen der Säugethiere. Morphol. Jahrb. Bd. XI. 1884.*

R. Bonnet. *Haarspiralen und Haarspindeln. Morphol. Jahrb. Bd. XI.*

— —. *Ueber Eingeweidemelanose. Verhdl. d. Physical.-Medicin. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. XXIV. Bd. 1890.*

— —. *Ueber Hypotrichosis congenita universalis. Anatom. Hefte, herausgeg. v. F. Merkel und R. Bonnet. Heft III. 1892.*

J. T. Bowen. *The epitrichial Layer of the human Epidermis. Anat. Anz. IV. Jahrg. 1889.*

C. Creighton. *On the Development of the Mamma etc. Journal of Anat. and Physiol. Vol. XI.*

R. v. Dombrowski. *Geweihe und Gehörne. Naturwissenschaftl. Studie. Wien 1885. Mit 40 Tafeln in Tondruck.*

A. Ecker. *Ueber abnorme Behaarung des Menschen etc. Gratul.-Schrift für v. Siebold, 1878. Abgedr. im „Globus“ 1878.*

— —. *Der Steisshaarwirbel (Vertex coccygeus), die Steissbeinglatze (Glabella coccygea) und das Steissbeingrübchen (Foveola coccygea) etc. Arch. f. Anthropologie. Bd. XII.*

Eschricht. *Ueber die Richtung der Haare am menschlichen Körper. Arch. f. Anat. und Physiol. 1837.*

F. Feiertag. *Ueber die Bildung der Haare. Inaug.-Diss. Dorpat 1875.*

A. Fjelstrup. *Ueber den Bau der Haut bei Globiocephalus melas. Zool. Anz. XI. Jahrg. 1888.*

W. Flemming. *Ein Drillingshaar mit gemeinsamer innerer Wurzelscheide. Monatshefte für prakt. Dermatologie. II. Bd. No. 6. 1883.*

C. Gegenbaur. *Zur genaueren Kenntniss der Zitzen der Säugethiere. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.*

— —. *Zur Morphologie des Nagels. Morph. Jahrb. Bd. X. 1885.*

— —. *Zur Kenntniss der Mammarorgane der Monotremen. Leipzig 1886.*

K. Graff. *Vergl.-anatom. Unters. über den Bau der Hautdrüsen der Haussäugethiere und des Menschen. Inaug.-Diss. Leipzig 1879.*

G. Grote. *Ueber die Glandulae anales des Kaninchens. Inaug.-Dissert. Königsberg 1891.*

W. Haacke. *Eierlegende Säugethiere. Humboldt. VI. Jahrg. Stuttgart 1887.*

Th. v. Hessling. *Ueber die Brunftfeige der Gemse. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VI.*

M. Huss. *Beiträge zur Entw. der Milchdrüsen etc. Jenaische Zeitschr. Bd. VII.*

Jakobis. *Pathogenese der Pigmentirungen und Entfärbungen der Haut. Referat aus den Sitzungen der dermatologischen Section auf dem X. internat. medicin. Congress zu Berlin. Centralblatt f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. I. Bd. No. 20. 1890.*

H. Klaatsch. *Zur Morphologie der Säugethierzitzen. Morphol. Jahrb. Bd. IX. 1883.*

— —. *Zur Morphologie der Tastballen der Säugethiere. Morphol. Jahrb. Bd. XIV. 1888.*

— —. *Ueber die Beziehungen zwischen Mammartasche und Marsupium. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. 1892.*

A. v. Kölliker. *Ueber die Entwicklung der Nägel. Sitz.-Ber. a. Würzb. Physik.-Med. Gesellschaft. 1888.*

W. Kükenthal. *Ueber die Anpassung von Säugethieren an das Leben im Wasser. Zoolog. Jahrbücher, V. Bd. 1890.*

— —. *Ueber Reste eines Hautpanzers bei Zahnwalen. Anat. Anz. V. Jahrg. 1890.*

H. Leboucq. *Rech. sur la Morphologie de la main chez les Mammifères marins etc. Arch. de Biologie. T. IX. 1889. (Behandelt u. A. auch die Nagelbildungen.)*

Leichtenstern. *Ueber überzählige Brüste. Arch. f. pathol. Anat. 1878.*

F. Leydig. *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857.*

— —. *Ueber die äusseren Bedeckungen der Säugethiere. Arch. f. Anat. und Physiol. 1859.*

J. List. *Ueber die Herkunft des Pigmentes in der Oberhaut. Biolog. Centralbl. X. Bd.*

F. Maurer. *Haut-Sinnesorgane, Feder- und Haaranlagen, und deren gegenseitige Beziehungen, ein Beitrag zur Phylogenese der Säugethiere. Morphol. Jahrb. XVIII. Bd. 1892.*

C. Nörner. *Ueber den feineren Bau des Pferdehufes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVIII. 1886.*

A. Rauber. *Ueber den Ursprung der Milch und die Ernährung der Frucht im Allgemeinen. Leipzig 1879.*

G. Rein. *Unters. über d. embr. Entw.-Geschichte der Milchdrüse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX und XXI. 1882.*

O. Schultze. *Ueber die erste Anlage des Milchdrüsenapparates. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.*

— —. *Milchdrüsenentwicklung und Polymastie. Sitz.-Ber. d. Würzburger Physikal.-Medic. Gesellsch. VIII. Sitz. vom 7. Mai 1892. Vergl. ferner: Verhandl. d. Physikal.-Medicin. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. XXVI. Bd. 1893.*

L. Stieda. *Ueber den Haarwechsel. Biolog. Centralblatt. VII. Bd. 1887. Enthält auch die ganze einschlägige Literatur.)*

P. Unna. *Beitr. zur Histologie und Entw.-Geschichte der menschlichen Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.*

W. Waldeyer. *Atlas der menschl. u. thierischen Haare sowie der ähnlichen Fasergebilde. Herausg. v. J. Grimm in Offenburg. Lahr 1884.*

M. Weber. *Ueber neue Hautsecrete bei Säugethieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI. 1888.*

R. Zander. *Die frühesten Stadien der Nagelentwicklung und ihre Beziehungen zu den Digitalnerven. Arch. f. Anat. u. Entw.-Gesch. Jahrg. 1884.*

— —. *Untersuch. über den Verhornungsprozess. II. Mittheil. Der Bau der menschl. Epidermis. Ebendaselbst. Jahrg. 1888.*

B. Hautskelet.

E. Göldi. *Kopfskelet und Schultergürtel von Loricaria cataphracta, Balistes capriscus und Acipenser ruthenus. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XVII. N. F. X. Bd. 1884.*

J. B. Haycraft. *The Development of the Carapace of the Chelonia. Transact. Royal Soc. of Edinburgh. Vol. XXXVI. part. 2. 1891.*

O. Hertwig. *Ueber den Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaische Zeitschr. Bd. VIII. N. F. I.*

— —. *Ueber das Hautskelet der Fische (3 Aufsätze). Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876. Bd. V, 1879, Bd. VII, 1881.*

B. Hofer. *Ueber den Bau und die Entwicklung der Cycloid- und Ctenoidschuppen. Sitz.-Ber. Gesellsch. f. Morphol. und Physiol. in München. 1889.*

C. K. Hoffmann. *Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Abthl.: Reptilien (Hautskelet der Schildkröten etc.)*

H. Klaatsch. *Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. Morphol. Jahrb. Bd. XVI. 1890. (Enthält ein ausführliches Litteratur-Verzeichniss.)*

R. Wiedersheim. *Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.*

— —. *Zur Histologie der Dipnoërschuppen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII. 1880.*

Ueber den Hauptpanzer fossiler Fische, Amphibien und Reptilien handeln:

H. Credner. *Die Stegocephalen (Labyrinthodonten) aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. Zeitschr. der deutschen geolog. Gesellsch. 1881—1885.*

O. Fraas. *Aëtosaurus ferratus Fr. Die gepanzerte Vogelechse aus dem Stubensandstein bei Stuttgart. Stuttgart 1877.*

A. Fritsch. *Die Reptilien und Fische der böhmischen Kreideformation. Prag 1878.*

— —. *Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Prag 1879—85. (Von diesem noch in Fortsetzung begriffenen, grossartig angelegten Werke sind bis jetzt die Amphibien vollständig erschienen.)*

O. C. Marsh. *Zahlreiche Aufs. in American Journal of Sciences and arts.*

H. v. Meyer. *Zahlreiche Aufsätze in Palaeontographica, z. B. in Bd. VI. Archegosaurus.*

L. Rütimeyer. *Ueber den Bau von Schale und Schädel bei lebenden und foss. Schildkröten. Verhdlg. d. naturf. Ges. in Basel, VI, 1.*

Zahlreiche, z. gr. Th. aus der Feder **Huxley's** *u.* **Owen's** *stammende Abhdl. finden sich in verschiedenen englischen Akademie- und Gesellschaftsschriften.*

Vergl. auch die schönen Arbeiten **Dollo's** *über fossile Reptilien. Sie finden sich alle in Bulletin du Musée royal d'histoire naturelle de Belgique von 1882 an. Am wichtigsten darunter ist die „Troisième note sur les Dinosauriens de Bernissart", tome II. 1883.*

C. Inneres Skelet.

1. Wirbelsäule.

a) Fische.

A. Agassiz. *On the young stages of osseous fishes. Proceed. of the Americ. acad. of arts and Sciences. Vol. XIII und XVI.*

L. Agassiz. *Rech. sur les poissons fossiles. Neuchâtel, 1833—1843.*

F. B. Balfour. *A Monograph of the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.*

F. M. Balfour and **W. N. Parker.** *On the Structure and Development of Lepidosteus. Philos. transact. of the Royal Society. II, 1882.*

E. Calberla. *Ueber die Entw. d. Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostier und Petromyzonten. Morphol. Jahrb. Bd. III, 1887.*

O. Cartier. *Beitr. z. Entw.-Geschichte der Wirbelsäule. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXV. Suppl. 1875.*

C. Gegenbaur. *Ueber das Skeletgewebe der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. Bd. V.*

— —. *Ueber die Entw. der Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergl. anat. Bemerkungen. Ebendaselbst. Bd. III.*

A. Götte. *Beiträge zur vergl. Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. 1878.*

— —. *Entw.-Geschichte der Unke. Leipzig 1875.*

B. Grassi. *Beitr. z. näheren Kenntniss der Entwicklung der Wirbelsäule des Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. VIII. 1882.*

— —. *Lo Sviluppo della Colonna vertebrale ne' Pesci ossei. Reale Accademia dei Lincei. anno CCLXXX. 1882—83.*

C. Haase. *Die fossilen Wirbel. Morph. Jahrb. II (1876), III (1877), IV (1878). Vergl. auch die in der allgemeinen Uebersicht über die Fisch-Literatur aufgeführten Arbeiten dieses Autors.*

— —. *Das natürl. System der Elasmobranchier etc. Jena 1879—82.*

— —. *Beitr. zur allgem. Stammesgeschichte der Wirbelthiere. Jena 1883.*

— —. *Die Entwicklung der Wirbelsäule der Elasmobranchier. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LV. 1892.*

A. A. W. Hubrecht und **Sagemehl.** *Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs. Abthlg.: Fische.*

A. Kölliker. *Ueber die Beziehung der Chorda zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger anderer Fische. Verhandl. der phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. Bd. X.*

— —. *Weitere Beobachtungen über die Wirbel der Selachier. Abhdlg. der Senckenberg. Gesellsch. zu Frankfurt. Bd. V.*

— —. *Ueber das Ende der Wirbelsäule der lebenden Teleostier und einiger Ganoiden. Gratul.-Schrift f. d. Univ. Basel 1860.*

P. Langerhans. *Untersuch. üb. Petromyzon Plan. Verhdl. d. naturf. Gesellsch. zu Freiburg i/B. 1875.*

F. Leydig. *Anat.-hist. Unters. über Fische und Reptilien. Berlin 1853.*

B. Lvoff. *Vergl.-anatom. Studien über die Chorda und die Chordascheide. Bull. Soc. imp. d. Naturalistes de Moscou. 1887.*

— —. *Ueber Bau u. Entw. d. Chorda von Amphioxus. Mitth. Zool. Station z. Neapel. Bd. IX. 1890.*

P. Mayer. *Die unpaaren Flossen der Selachier. Mitth. d. Zool. Stat. zu Neapel. VI. Bd. 1885. Enthält unter anderem auch sehr werthvolle Notizen über die Wirbelsäule.*

Aug. Müller. *Beobacht. z. vergl. Anat. der Wirbelsäule. Arch. f. Anat. und Physiol. 1853.*

J. Müller. *Vergl. Anatomie der Myxionoiden. Berlin 1834—1845.*

W. Müller. *Ueber den Bau der Chorda dorsalis. Jenaische Zeitschr. 1871.*

C. Rabl. *Theorie des Mesoderms [Fortsetzung]. Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1892.*

W. Rolph. *Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanc. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.*

L. Schmidt. *Untersuch. z. Kenntniss des Wirbelbaues von Amia calva. Inaug.-Dissert. Strassburg i/E. 1892.*

A. Schneider. *Beiträge z. vergl. Anat. und Entw.-Geschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879. (Enthält Beitr. f. Amphioxus u. die Cyclostomen.)*

H. Stannius. *Handb. der Anatomie d. Wirbelthiere. I. Die Fische. 1854.*

b) Dipnoër.

Th. Bischoff. *Lepidosiren paradoxa. Leipzig 1840.*

A. Günther. *Description of Ceratodus Forsteri. Philos. Transact. of the Royal Society. London 1871.*

C. Hasse. *Die Entwicklung der Wirbelsäule der Dipnoi. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LV. 4. (Die Ergebnisse konnten im Text nicht mehr berücksichtigt werden.)*

J. Hyrtl. *Lepidosiren paradoxa. Prag 1845.*

R. Owen. *Description of the Lepidosiren annectens. Linnean Soc. Vol. XVIII, 1839.*

R. Wiedersheim. *Das Skelet und Nervensystem von Lepidosiren annectens (Protopterus). Morphol. Studien. H. I. Jena 1880.*

c) Amphibien und Reptilien.

P. Albrecht. *Ueber einen Processus odontoides des Atlas bei den urodelen Amphibien. Centralbl. f. die medic. Wissenschaft. 1878.*

— —. *Ueber den Proatlas, einen zwischen dem Occipitale und dem Atlas der amnioten Wirbelthiere gelegenen Wirbel, und den Nervus spinalis I s. proatlanticus. Zool. Anz. Bd. III. 1880.*

— —. *Note sur la présence d'un rudiment de Proatlas sur un exemplaire de Hatteria punctata. Extr. du Bull. d. Musée royale d'hist. nat. de Belgique. Tome II. 1883.*

— —. *Notes sur une hémivertèbre gauche surnuméraire de Python Sebae. Extr. d. Bull. d. Musée royale d'hist. nat. d. Belgique. Tome II. 1883.*

— —. *Note sur le basi-occipital des batraciens anoures. Extr. d. Bull. d. Musée royale d'hist. nat. d. Belgique. Tome II. 1883.*

G. Baur. *Osteolog. Notizen über Reptilien. Zool. Anz. IX und X. Jahrg. 1886, 1887. (Behandelt die Wirbelsäule von Sphenodon punctatum, der Crocodilier, Chelonier und zahlreiche andere Skelettheile.)*

— —. *Ueber die Morphogenie der Wirbelsäule der Amnioten. Biol. Centralbl. VI. Bd. 1886.*

E. Blessig. *Eine morphol. Untersuchung über die Halswirbelsäule der Lacerta vivipara. Inaug.-Dissert. Dorpat 1885.*

C. Claus. *Beitr. z. vergl. Osteologie der Vertebraten. Sitz.-Ber. d. Kais. Akademie d. Wissensch. zu Wien. I. Abthlg. Bd. LXXIV. 1876.*

E. D. Cope. *Extinct Batrachia from the Perm. Form. of Texas. Pal. Bullet. Nr. 29; Proc. Americ. philos. Soc. 1878, 1880, 1886. Pal. Bull. Nr. 32 (handelt vom ganzen Skelet), Americ. Naturalist 1880, 1882, 1884, 1885, 1886. (Mehrere dieser Abhandlungen behandeln auch die übrigen Skelettheile.)*

L. Dollo. *Sur la Morphologie de la Colonne vertébrale. Travaux du Laboratoire de Wimereux. 1892.*

A. Ecker u. R. Wiedersheim. *Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—82.*

P. Fraisse. *Beitr. zur Anatomie des Pleurodeles Waltlii. Arb. aus d. zool.-zoot. Inst. zu Würzburg. Bd. V.*

— —. *Eigenthümliche Structurverhältnisse im Schwanz erwachsener Urodelen. Zool. Anz. III. Jahrg. 1880.*

C. Gegenbaur. *Unters. z. vergl. Anatomie der Wirbelsäule der Amphibien u. Reptilien. Leipzig 1862.*

A. Götte. *Entw.-Geschichte der Unke. Leipzig 1875.*

C. Hasse. *Anatomische und paläontologische Ergebnisse. Leipzig 1878.*

— —. *Die Entwicklung der Wirbelsäule von Triton taeniatus. Zeitschr. f. wiss. Zool. L. III. Bd. Suppl. 1892.*

— —. *Die Entwicklung der Wirbelsäule der ungeschwänzten Amphibien. Ebendaselbst.*

C. K. Hoffmann. *Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Abthl.: Amphibien und Reptilien. Leipzig und Heidelberg 1873—1883.*

— —. *Beitr. z. vergl. Anatomie d. Wirbelthiere. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. IV.*

O. C. Marsh. *Versch. Artikel über fossile Reptilien und Vögel. Americ. Journ. of Science and arts. Vol. XV—XXIII. Von besonderem Interesse ist der Artikel „The wings of Pterodactyles". Vol. XXIII.*

F. Schwink. *Ueber die Entwicklung des mittleren Keimblattes und der Chorda dorsalis der Amphibien. München 1889.*

H. Stannius. *Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. II. Reptilien. 1854.*

Léon Vaillant. *Mém. sur la disposition des vertèbres cervicales des chéloniens. Ann. scienc. nat. zool. art. No. VII.*

R. Wiedersheim. *Salamandrina perspicillata etc. Versuch einer vergl. Anatomie der Salamandrinen. Genua 1875. Annali del Museo civico. Vol. VII.*

— —. *Das Kopfskelet der Urodelen etc. Morph. Jahrb. Bd. III. 1877.*

— —. *Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.*

— —. *Labyrinthodon Rütimeyeri etc. Abhdlg. d. schweiz. paläont. Gesellschaft. Vol. V. 1878.*

— —. *Zur Anatomie des Amblystoma Weismanni. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII.*

— —. *Das Skelet von Pleurodeles Waltlii. In: Morph. Studien. Heft I. Jena 1880.*

K. Zittel. *Ueber Flugsaurier aus dem lithograph. Schiefer Bayerns. Palaeontographica. Bd. XXIX.*

Vergl. ferner die verschiedenen paläontologischen Zeit- und Gesellschaftsschriften, wie namentlich die oben schon erwähnten Palaeontographica.

d) Vögel.

W. Dames. *Ueber Archaeopteryx. Paläont. Abhandl., herausgegeb. von W. Dames und E. Kayser. Bd. II. Heft 3. Berlin 1884.*

C. Gegenbaur. *Beiträge zur Kenntniss des Beckens der Vögel etc. Jenaische Zeitschrift. Bd. VI.*

C. Hasse und Schwarck. *Stud. zu vergl. Anat. d. Wirbelsäule etc. in „Hasse, Anatomische Studien, II. I."*

O. C. Marsh. *Odontornithes, A Monograph on the extinct toothed birds of North-America. Washington 1880.*

— —. *Jurassic birds and their allies. Americ. Journ. of Science and arts. Vol. XXII.*

R. Owen. *Archaeopteryx lithographica. Philos. Transact. of the Royal Society. London 1863.*

W. N. Parker. *On the Morphology of Birds. Proceed. Royal Soc. of London. Vol. 42. 1887.*

e) Säugethiere.

P. Albrecht. *Die Epiphysen und die Amphiomphalie der Säugethierwirbelkörper. Zool. Anzeiger. Leipzig 1879.*

— —. *Note sur un sixième costoide cervical chez un jeune Hippopotamus amphibius. Extr. du Bull. du Musée royale d'histoire naturelle de Belgique. Tome I. 1882.*

— —. *Ueber die Wirbelkörperepiphysen und Wirbelkörpergelenke zwischen dem Epistropheus. Atlas und Wirbelkörpergelenke zwischen dem Epistropheus, Atlas und Occipitale der Säugethiere. Comptes rendus des internat. medic. Congresses. Kopenhagen 1884.*

— —. *Ueber die Chorda dorsalis und sieben knöcherne Wirbelcentren im knorpeligen Nasenseptum eines erwachsenen Rindes. Biolog. Centralbl. Bd. V. No. 5 u. 6.*

J. Cornet. *Note sur le prétendu Pro-Atlas des Mammifères et de Hatteria punctata. Bull. de l'Acad. royale de Belgique. 3me série. t. XV. 1888.*

V. v. Ebner. *Urwirbel und Umgliederung der Wirbelsäule. Sitz.-Ber. d. Kais. Acad. d. Wissensch. in Wien. Math.-naturw. Cl. Bd. XCVII. Abth. III. 1888.*

— —. *Ueber die Beziehungen der Wirbel zu den Urwirbeln. Ebendaselbst. Bd. CI. Abth. III. 1892.*

A. Ecker. *Der Steisshaarwirbel, die Steissbeinglatze und das Steissbeingrübchen etc. Arch. f. Anthropologie. Bd. XII.*

H. Fol. *Sur la queue de l'embryon humain. Comptes rendus. 1885.*

A. Froriep. *Zur Entwickl.-Geschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipital-Region. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1886. (Handelt auch über die Vogelwirbelsäule.)*

L. Gerlach. *Ein Fall von Schwanzbildung bei einem menschl. Embryo. Morph. Jahrb. Bd. VI.*

C. Hasse und Schwarck. *Studien zur vergl. Anatomie der Wirbelsäule etc. Hasse, Anat. Studien. Heft I.*

F. Keibel. *Ueber die Entwicklungsgeschichte der Chorda bei Säugern (Meerschweinchen und Kaninchen). Arch. f. Anat. und Physiol. (Anat. Abtheilung) 1889.*

— —. *Ueber den Schwanz des menschlichen Embryos. Arch. f. Anat. u. Physiol. (Anatom. Abtheilung) 1891. (Vergl. auch Anat. Anz. VI. Jahrg. 1891.)*

A. Kölliker. *Ueber die Chordahöhle und die Bildung der Chorda beim Kaninchen. Sitzungsber. der Würzb. Phys.-med. Gesellsch. 1883.*

H. Leboucq. *Recherches s. l. mode de Disparition de la corde dorsale chez les Vertébrés supérieurs. Arch. de Biologie. Vol. I. 1880.*

C. Rosenberg. *Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule und das Centrale Carpi des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. I. 1876.*

E. Steinbach. *Die Zahl der Caudalwirbel beim Menschen. Inaug.-Dissert. Berlin 1889.*

2. Rippen und Sternum.

P. Albrecht. *Ueber die im Lauf der phylogenetischen Entwicklung entstandene, angeborene Spalte des Brustbeinhandgriffes des Brüllaffen. Sitzungsber. d. Königl. preuss. Acad. d. Wiss. zu Berlin. XX. 1885.*

K. Bardeleben. *Ueber das Episternum des Menschen. Sitzungsber. Jenaisch. Gesellsch. f. Medic. u. Naturwiss. 1879.*

G. Baur. *On the Morphology of Ribs. Americ. Naturalist. 1887.*

— —. *On the Morphology of Ribs etc. Journ. of Morphol. Vol. III. 1889.*

R. Blanchard. *La septième côte cervicale de l'homme. Revue scientif. 1885. (3e série.) No. 23.*

C. Claus. *Beiträge zur vergl. Osteologie der Vertebraten. Sitzungsber. der K. Acad. d. Wiss. zu Wien. Bd. LXXIV. 1876.*

W. Dames. *Ueber Archaeopteryx. Vergl. die allgemeine Literaturübersicht über die Vögel.*

L. Dollo. *Sur la Morphologie des Côtes. Bull. scient. de la France et de la Belgique. Tome XXIV. 1892.*

A. E. Fick. *Zur Entw.-Geschichte der Rippen und Querfortsätze. Arch. f. Anat. und Phys. 1879.*

C. Gegenbaur. *Ueber die epistern. Skelettheile und ihr Vorkommen bei den Säugethieren und beim Menschen. Jenaische Zeitschr. Bd. I.*

A. Götte. *Beiträge zur vergl. Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV, pag. 143—147.*

— —. *Beiträge zur vergl. Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. Brustbein und Schultergürtel. Arch. f. mik. Anat. Bd. XIV.*

C. Hasse und G. Born. *Bemerkungen über die Morphologie der Rippen. Zool. Anz. 1879.*

Hatschek. *Die Rippen der Wirbelthiere. Verhdlg. der anat. Gesellschaft auf d. III. Versammlung in Berlin 1889. Jena 1889.*

C. K. Hoffmann. *Beiträge zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Niederländ. Arch. f. Zoologie. Bd. IV, V.*

Vergl. denselben Autor in der Abtheilung Amphibien und Reptilien von Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs.

G. Howes. *The Morphology of the Sternum. Reprinted, with a Correction from „Nature", Bd. 43. No. 1108. p. 269.*

B. Lindsay. *On the avian Sternum. Proceed. of the Zoolog. Soc. of London 1885.*

W. K. Parker. *A monograph on the structure and development of the shoulder-girdle and sternum. Ray Soc. 1867.*

C. Rabl. *Theorie des Mesoderms (Fortsetzung). Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1892.*

H. Rathke. *Ueber den Bau und die Entwicklung des Brustbeins der Saurier. Königsberg 1853.*

G. Ruge. *Untersuchungen über Entwicklungsvorgänge am Brustbeine und an der Sternoclavicularverbindung des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. VI. 1880.*

R. Wiedersheim. *Das Gliedmassen-Skelet der Wirbelthiere. Jena 1892.*

3. Schädel.

a) Fische.

F. Ahlborn. *Ueber die Segmentation des Wirbelthierkörpers. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1884.*

G. Baur. *On the Morphology and Origin of the Ichthyopterygia. Americ. Naturalist 1887.*

P. Bujor. (*Vergl. die allgem. Uebersicht über die Fischliteratur.*)

A. Dohrn. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mitth. aus d. Zool. Station zu Neapel. Bd. III, H. 1, 2. Bd. V, H. 1. Bd. VI, H. 1.*

— —. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. XV. Neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes. Mittheil. a. d. Zoolog. Station zu Neapel. IX. Bd. 3. Heft. 1890.*

— —. *Bemerk. über den neuesten Versuch einer Lösung des Wirbelthierkopf-Problems. Anat. Anz. V. Jahrg. 1890.*

L. Dollo. *Nouvelle Note sur le Champsosaure, Rhynchocéphalien adopté à la vie fluviatile. Bull. de la Société Belge de Géologie etc. T. V. 1891.* (*Vergl. auch die übrigen zahlreichen Arbeiten dieses Autors in den früheren Jahrgängen jener Zeitschrift, sowie in Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. und Bull. scient. Giard.*)

H. Gadow, *On the Modifications of the first and second visceral arches with especial reference to the homologies of the auditory ossicles. Phil. Transact. of the Royal Soc. of London. Vol. 179. 1888.*

C. Gegenbaur. *Unters. z. vergl. Anat. d. Wirbelthiere. III. H. Das Kopfskelet der Selachier. Leipzig 1872.*

— —. *Ueber das Kopfskelet von Alecocephalus rostratus Risso. Festgabe des Morphol.-Jahrb. Leipzig 1878.*

— —. *Ueber die Occipitalregion und die ihr benachbarten Wirbel der Fische. Festschrift zu A. v. Köllikers 70. Geburtstag. Leipzig 1887.*

— —. *Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskeletes. Morpholog. Jahrb. Bd. XIII. 1888.*

W. A. Haswell. *Studies on the Elasmobranch Skeleton. Proc. Linnean Soc. of New South Wales. Vol. IX. part 1.*

Hatschek. *Die Metamerie des Amphioxus und des Ammocoetes. Verhdl. d. Anat. Gesellsch. auf der VI. Versammlung in Wien. 1892.*

G. B. Howes. *On the Affinities, Interrelationships, and Systematic Position of the Marsipobranchii. Trans. Biol. Soc., Liverpool, Vol. VI. 1892.*

A. A. W. Hubrecht und **Sagemehl.** *Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Abth. Fische.*

T. H. Huxley. *The nature of the craniofacial apparatus of Petromyzon. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. X.*

v. Klein. *Beitr. zur Bildung des Schädels der Knochenfische. Jahresb. des Vereins für vaterländ. Naturkunde in Württemberg. 1884—1886.*

G. Killian. *Zur Metamerie des Selachierkopfes. Verhdl. d. Anat. Gesellschaft auf der fünften Versammlung in München vom 18.—20. Mai 1891.*

C. Kupffer. *Studien z. vergl. Entw.-Gesch. d. Kopfes von Acipenser sturio an Medianschnitten untersucht. München u. Leipzig 1893.* (*Wichtig auch für die Hirnanatomie.*

A. Milnes Marshall. *The segmental value of the cranial nerves. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XVI.*

A Milnes Marshall. *On the head cavities and associated nerves in Elasmobranchs. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XXI. In's Deutsche übers. von B. Vetter. Stuttgart 1879. (Umfasst sämmtl. Wirbelthierklassen.)*

J. Müller. *Vergl. Anat. der Myxinoiden. Berlin 1834—1845.*

J. Platt. *A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head. Journ. of Morphol. Vol. V. 1891.*

— —. *Further Contributions to the Morphology of the Vertebrate Head. Anatom. Anz. VI. Jahrg. 1891.*

W. K. Parker. *On the structure and development of the skull in Sharks and Scates. Trans. Zool. Soc. Vol. X. Pt. IV.*

— —. *On the Skeleton of the Marsipobranch Fishes. Part. 1. The Myxinoids (Myxine and Bdellostoma). Part. II. Petromyzon. Philos. Transact. of the Royal Society. Part. II. 1883.*

— —. *On the structure and development of the skull in Sturgeons. Philos. Transact. of the Royal. Society. London 1882.*

— —. *On the development of the skull in Lepidosteus osseus. Philos. Transact. of the Royal Society. London 1882.*

W. K. Parker und **G. T. Betany.** *Die Morphologie des Schädels. In's Deutsche übersetzt von B. Vetter. Stuttgart 1879. (Dieses Werk umfasst sämmtliche Wirbelthierklassen.)*

W. K. Parker. *Vergl. dessen zahlreiche, auf alle Wirbelthierklassen sich erstreckende Schriften in den „Transactions of the Royal — Linnean — and Zoological Society" sowie in den Schriften der R. Irish Academy (1890) der letzten 25 Jahre.*

G. Pouchet. *Du développement du squelette des poissons osseux. Journ. de l'anat. et de la physiol. 1878.*

Rabl. *Ueber die Metamerie des Wirbelthierkopfes. Verhdl. d. Anat. Gesellschaft auf der VI. Versammlung in Wien. 1892.*

E. Rosenberg. *Unters. über die Occipitalregion des Cranium und den proximalen Theil der Wirbelsäule einiger Selachier. Eine Festschrift. Dorpat 1884.*

— —. *Ueber das Kopfskelet einiger Selachier. Sitzungsber. der Dorpater Naturforsch. Gesellsch. Jahrg. 1886.*

M. Sagemehl. *Beiträge zur vergl. Anat. der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. IX und X. 1884, 1885. (Enthält auch wichtige Notizen über das Nervensystem (Sinnesorgane und Hirnnerven.)*

— —. *Beiträge zur vergl. Anatomie der Fische. IV. Das Cranium der Cyprinoiden. Morphol. Jahrb. XVII. Bd. 1891. (Neben dem Skelet werden auch die Muskeln und Nerven behandelt.)*

H. Stannius. *Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. I. Abthlg.: Fische.*

Ph. Stöhr. *Zur Entw.-Geschichte des Kopfskelets der Teleostier. Aus der Festschrift zur Feier des 300jähr. Bestehens der Universität Würzburg. Leipzig 1882.*

J. A. Vrolik. *Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostier. Niederl. Arch. f. Zool. Vol. I.*

J. Walther. *Die Entwicklung der Deckknochen am Kopfskelet des Hechtes. Jenaische Zeitschr. XVI. N. F. IX.*

J. W. van Wijhe. *Ueber das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Niederl. Arch. f. Zoologie. Bd. V. Heft 3. 1882.*

— —. *Ueber die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. Veröffentl. durch die Königl. Academie der Wissensch. zu Amsterdam. 1882.*

— —. *Die Kopfregion der Cranioten beim Amphioxus, nebst Bemerkungen über die Wirbeltheorie des Schädels. Anat. Anz. IV. Jahrg. 1889.*

R. Ramsay Wright. *On the Skull and Auditory Organ of the Siluroid Hypophthalmus. Trans. Roy. Soc. Canada. Section IV. 1885.*

b) Dipnoër.

Vergleiche die bei der Wirbelsäule angeführte Literatur (Bischoff, Günther, Hyrtl, Wiedersheim).

c) Amphibien.

G. Born. *Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Bresl. Habil.-Schrift. Leipzig 1877. Abgedr. im Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.*

E. D. Cope. *On the Structure and affinities of the Amphiumidae. Americ. Philos. Soc. 1886.*

— —. *On the Relations of the Hyoid and Otic Elements of the Skeleton in the Batrachia. Journ. of Morphol. Vol. II. 1888.*

A. Dugés. *Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. Paris 1835.*

A. Ecker u. R. Wiedersheim. *Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—1882.*

J. G. Fischer. *Anatom. Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1864.*

A. Fritsch. *Fauna der Gaskohle etc. Prag 1879—1881.*

E. Gaupp. *Grundzüge der Bildung und Umbildung des Primordialcraniums von Rana fusca. Verhdl. d. Anat. Gesellsch. auf der III. Versammlung in Wien, 1892.*

— —. *Beitr. z. Morphologie des Schädels. I.: Primordialcranium und Kieferregion von Rana fusca. In: Morphol. Arbeiten, herausgeg. v. G. Schwalbe. II. Bd. 2. Heft. (Enthält auch werthvolle Notizen über das Gehörorgan und d. Kopfnerven.)*

A. Götte. *Entw.-Geschichte der Unke. Leipzig 1875.*

O. P. Hay. *The Skeletal Anatomy of Amphiuma during its Earlier Stages. Journ. of Morpholog. Vol. IV. No. 1. 1890.*

O. Hertwig. *Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Arch. f. mikr. Anat. Vol. XI. Suppl.-H. 1874.*

C. K. Hoffmann. *Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Abthlg.: Amphibien.*

T. H. Huxley. *On the structure of the skull and of the heart of Menobranchus lateralis. Proc. Zool. Soc. London 1874, pt. II.*

J. Hyrtl. *Cryptobranchus japonicus. Schediasma anatomicum. Vindobonae 1865.*

J. S. Kingsley. *The Head of an Embryo Amphiuma. Americ. Naturalist. August 1892.*

W. K. Parker. *On the structure and development of the skull in the Urodelous Amphibia, pt. I. Philos. Trans. of the Royal Society. London 1877.*

— — *On the structure and development of the skull of the common Frog. Philos. Trans. of the Royal Society. London 1871.*

— —. *On the structure and development of the skull in the Batrachia, pt. II. Philos. Trans. 1881.*

— —. *On the structure and development of the skull in the Batrachia, pt. III. Philos. Trans. 1881.*

C. B. Reichert. *Vergl. Entw.-Geschichte des Kopfes der nackten Amphibien. Königsberg 1838.*

H. Riese. *Beitr. z. Anatomie des Tylototriton verrucosus. Zool. Jahrb. Bd. V. 1891.*

F. E. Schulze. *Ueber die inneren Kiemen der Batrachierlarven etc. I. II. Abtheil. Abhdl. d. K. Preuss. Acad. d. Wissensch. zu Berlin 1888 und 1892. (Enthält u. A. werthvolle Mittheilungen über das Kopfskelet von Pelobates fuscus.)*

H. Stannius. *Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. II. Reptilien. 1854.*

Ph. Stöhr. *Zur Entw.-Geschichte des Urodelenschädels. Würzburger Habil.-Schrift 1879. Abgedr. in d. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIII.*

— —. *Zur Entw.-Geschichte des Anurenschädels. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVI.*

F. Walter. *Das Visceralskelet und seine Muskulatur bei den einheimischen Amphibien und Reptilien (gekr. Preisschrift). Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XXI. Bd. N. F. XVI.*

R. Wiedersheim. *Salamandrina perspicillata etc. Versuch einer vergl. Anatomie der Salamandrinen. Genua 1875.*

— —. *Das Kopfskelet der Urodelen. Morph. Jahrb. Bd. III. 1877.*

— —. *Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.*

— —. *Zur Anatomie des Amblystoma Weismanni. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXII.*

— —. *Bemerkungen zur Anatomie des Euproctus Rusconii (Triton platycephalus). Annali del Mus. civ. Vol. VII. Genua 1875.*

— —. *Das Skelet von Pleurodeles Waltlii. Morph. Studien. Heft 1.*

d) Reptilien.

G. Baur. *Osteolog. Notizen über Reptilien. Zoolog. Anz. Jahrg. IX. 1886. (Enthält auch Beiträge zum übrigen Skelet.)*

A Günther. *Contrib. to the Anatomy of Hatteria (Rhynchocephalus). Philos. Transact. of the Roy. Soc. London 1867.*

C. K. Hoffmann. *Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Abthl. Reptilien.*

F. Leydig. *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.*

A. Oppel. *Ueber Vorderkopfsomiten und die Kopfhöhle von Anguis fragilis. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1890.*

W. K. Parker. *On the structure and development of the skull in the common Snake. Philos. Transact. of the Royal Society. London 1878.*

— —. *On the structure and development of the skull in the Lacertilia. Philos. Trans. 1879.*

— —. *The development of the Green Turtle. The Zoology of the Voyage of H. M. S. Challenger. Vol. I, pt. V.*

— —. *On the structure and development of the skull in the Crocodilia. Transact. Zool. Society. Vol. XIX, part. IX. 1883.*

H. Rathke. *Entwickelung der Natter. Königsberg 1839.*

F. Siebenrock. *Zur Kenntniss des Kopfskeletes der Scincoiden, Anguiden und Gerrhosauriden. Annal. d. K. K. Naturhistor. Hofmuseums. Bd. VII. Heft 3. Wien 1892.*

H. Stannius. *Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. II. Reptilien, 1854.*

R. Wiedersheim. *Zur Anat. und Physiol. des Phyllodactylus europ. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.*

e) Vögel.

F. M. Balfour und **M. Forster.** *Grundzüge der Entw.-Geschichte der Thiere. Deutsche Ausgabe von N. Kleinenberg. Leipzig 1876.*

W. Dames. *Ueber Archaeopteryx, vergl. die allgem. Uebersicht über die Vogelliteratur.*

A. Kölliker. *Entw.-Geschichte des Menschen und der höheren Thiere. II. Aufl. Leipzig 1878.*

— —. *Grundriss der Entw.-Geschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1880.*

W. K. Parker. *On the structure and development of the skull of the common fowl. Philos. Transact. of the Roy. Soc. London 1869.*

E. Selenka und **H. Gadow.** *Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Abthlg. Vögel.*

Ueber den Schädel fossiler Vögel vergl. die bei der Vogel-Wirbelsäule angeführte Literatur.

M. L. Walker. *On the Form of the Quadrate Bone in Birds. Studies from the Museum of Zoology in University College, Dundee. Dundee 1888.*

f) Säuger.

P. Albrecht. *Sur la fente maxillaire double sousmuqueuse et les 4 os intermaxillaires de l'Ornithorhynche adulte normal. Bruxelles 1883.*

— —. *Mémoire sur le basiotique, un nouvel os de la base du crane, situé entre l'occipital et le sphénoide, présenté à la société pathologique de Bruxelles. Bruxelles 1883.*

— —. *Sur les 4 os intermaxillaires, le bec-de-lièvre et la valeur morphologique des dents incisives supérieures de l'homme. Bruxelles 1883.*

— —. *Sur la valeur morphologique de l'articulation mandibulaire, du cartilage de Meckel et des osselets de l'ouïe avec essai de prouver que l'écaille du temporal des mammifères est composée primitivement d'un squamosal et d'un quadratum. Bruxelles 1883.*

G. Baur. *Ueber das Quadratum der Säugethiere. Biol. Centralbl. VI. Bd. 1887.*

— —. *Ueber dasselbe. Gesellsch. für Morphologie und Physiologie zu München 1886.*

E. D. Cope. *The phylogeny of the Camelidae. Americ. Naturalist Extra, July 1886.*

F. Decker. *Ueber den Primordialschädel einiger Säugethiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII, 1884.*

E. Dursy. *Entw.-Geschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere. Tübingen 1869.*

E. Ficalbi. *Sulla ossificazione delle Capsule perioticke nell'uomo e negli altri Mammiferi. Atti d. R. Accadem. Medica di Roma. Vol. III. Ser. II. 1886—87.*

A. Froriep. *Bemerkungen zur Frage nach der Wirbeltheorie des Kopfskeletes. Anat. Anz. II. Jahrg. 1887.*

C. G. Giebel. *Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Abthlg.: Säugethiere.*

Hallmann. *Die vergl. Anatomie des Schläfenbeins. 1837.*

Harrison Allen. *On a revision of the ethmoid bone in the Mammalia. Bull. of the Museum of comp. Zoology, at Harvard College. Vol. X. No. 3.*

C. Hartlaub. *Beiträge zur Kenntniss der Manatus-Arten. Zoolog. Jahrb. Bd. I. 1886.*

G. Joseph. *Morphol. Studien am Kopfskelet des Menschen und der Wirbelthiere. Breslau 1873.*

A. Kölliker. *Entw.-Geschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.*

— —. *Grundriss der Entw.-Geschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1880.*

J. Lucae. *Die Sutura transversa squamae occipitis. Abhdl. der Senkenberg'schen Gesellschaft. 1883.*

O. C. Marsh. *Dinocerata. Vergl. die allgemeine Uebersicht über die Säugethier-Literatur.*

R. Neuner. *Ueber angebliche Chordareste in der Nasenscheidewand des Rindes. Inaug.-Dissert. München 1886.*

W. K. Parker. *On the structure and development of the skull in the pig. Philos. Trans. 1874.*

— —. *On the structure and development of the skull in the Mammalia. Part II. Edentata. Philos. Transact. of the Royal Soc. No. 232, 1884, and part III Insectivora ebendaselbst No. 235, 1885.*

L. Rütimeyer. *Ueber das zahme Schwein und das Hausrind. Verhdlg. der naturf. Gesellsch. in Basel. VII, 1. 1882.*

— —. *Beiträge z. Gesch. d. Hirschfamilie. I. Schädelbau. Verhlg. d. naturf. Gesellsch. in Basel. VI, 3. 1877.*

W. Salensky. *Beitr. z. Entw.-Geschichte der knorpeligen Gehörknöchelchen bei Säugethieren. Morphol. Jahrb., Bd. VI.*

F. Schwink. *Ueber den Zwischenkiefer und seine Nachbarorgane bei Säugethieren. München 1888. (Enthält unter Anderem eine kritische Behandlung der Frage nach der paarigen oder unpaaren Anlage jeder Zwischenkieferhälfte; ausserdem aber finden sich darin interessante Mittheilungen über den Thränennasen-Canal, die Steno'sche Nasendrüse und das Jakobson'sche Organ.)*

H. Spöndli. *Ueber den Primordialschädel der Säugethiere und des Menschen. Inaug.-Dissert. Zürich 1846.*

4. Schultergürtel.

A. Dohrn. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VI. Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier. Mittheil. aus der Zoolog. Station zu Neapel. V. Band, 1. Heft. 1886.*

Dugès. *Recherches sur l'ostéologie et la Myologie des Batraciens à leurs différens âges, in: Mémoires présentés par divers savants à l'académie royale des sciences de l'institut de France. Sciences mathématiques et physiques. Tom. VI. Paris 1835.*

C. Emery et L. Simoni. *Recherches sur la ceinture scapulaire des cyprinoides. Archives ital. de biologie. T. VII. Fasc. 3. 1886.*

— —. *Ueber die Beziehungen des Cheiropterygium zum Ichthyopterygium. Zool. Anz. X. Jahrg. 1887.*

S. Garmann. *Chlamydoselachus anguineus Garm. — A living species of cladodont Shark. Bull. Mus. Comparat. Zool. Harvard College.*

C. Gegenbaur. *Unters. zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere: Schultergürtel der Wirbelthiere. Carpus und Tarsus und Brustflosse der Fische. Leipzig 1864—1865.*

E. A. Göldi. *Kopfskelet und Schultergürtel von Loricaria cataphracta, Balistes capriscus und Acipenser ruthenus. Vergl. anatomisch-entwicklungsgeschichtl. Studien zur Deckknochenfrage. Jena 1884.*

A. Götte. *Beiträge zur vergl. Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere: Brustbein und Schultergürtel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.*

C. K. Hoffmann. *Beiträge zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Niederländ. Archiv f. Zool. Vol. V. 1879.*

C. K. Hoffmann. *Zur Morphologie des Schultergürtels und des Brustbeines bei Reptilien, Vögeln, Säugethieren und dem Menschen. Ebendaselbst.*

G. B. Howes. *The Morphology of the Mammalian Coracoid. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXI (N. S. Vol. I.) 1887.*

J. Hyrtl. *Cryptobranchus japonicus, Schediasma anatomicum etc. Vindobonae 1865.*

W. K. Parker. *A Monograph on the structure and development of the Shoulder Girdle und Sternum in the Vertebrata. Ray Society 1868.*

A. Sabatier. *Comparaison des ceintures et des membres antérieurs et postérieurs dans la Série des Vertébrés. Montpellier 1880.*

G. Swirski. *Unters. über die Entwicklung des Schultergürtels und des Skelets der Brustflosse des Hechtes. Inaug.-Dissert. Dorpat 1880.*

R. Wiedersheim. *Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus etc. Genua 1875.*

— —. *Das Skelet und Nervensystem von Lepidosiren annectens. Morph. Studien, Heft I. Jena 1880.*

— —. *Zur Gegenbaur'schen Hypothese über die Entstehung des Extremitätengürtels. Vortrag, gehalten im medicin. Referat-Club zu Freiburg i. B. am 11. Novbr. 1879.*

— —. *Morphologische Studien. Heft I. Jena 1880.*

— —. *Das Gliedmassenskelet der Wirbelthiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892.*

5. Beckengürtel.

P. Albrecht. *Note sur le pelvisternum des Edentés. Bruxelles 1883.*

G. Baur. *The Pelvis of the Testudinata; with Notes on the Evolution of the Pelvis in General. Journ. of Morphologie. Bd. IV. Boston 1891.*

A. Bunge. *Unters. zur Entwicklung des Beckengürtels der Amphibien, Reptilien und Vögel. Inaug.-Dissert. Dorpat 1880.*

G. Credner. *Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauenschen Grundes. Zeitschr. d. Deutsch. Geolog. Gesellsch. 1881 bis 1890.*

— —. *Die Urvierfüssler (Eotetrapoda) des Sächsischen Rothliegenden. „Naturw. Wochenschrift". Allgem. verständl naturw. Abhandlungen. Heft 15. 1891.*

A. Dohrn. *Vergl. die beim Schultergürtel aufgeführte Arbeit dieses Autors.*

C. Gegenbaur. *Ueber den Ausschluss des Schambeines von der Pfanne des Hüftgelenkes. Morphol. Jahrb., Bd. II. 1876.*

— —. *Beitr. z. Kenntniss des Beckens der Vögel. Jenaische Zeitschr., Bd. VI. 1871.*

Gorski. *Ueber das Becken der Saurier. Inaug.-Dissert. Dorpat 1852.*

A. Günther. *Contribution to the Anatomy of Hatteria (Rhynchocephalus Owen). Philosoph. Transact. London 1867.*

R. Hilgendorf. *Das Ileo-Sacral-Gelenk der zungenlosen Frösche (Pipa, Dactylethra). Gesellsch. naturf. Freunde. Sitzung vom 19. Februar 1884.*

C. K. Hoffmann. *Beitr. z. Kenntniss des Beckens der Amphibien und Reptilien. Niederl. Arch. f. Zool., Bd. III.*

T. H. Huxley. *On the characters of the pelvis in Mammalia etc. Proceed. Ray Soc. Vol. XXVIII. 1879.*

Alice Johnson. *On the Development of the pelvic Girdle and Skeleton of the Hind Limb in the Chick. Stud. from the morphol. Laboratory in the University of Cambridge. Vol. II part I. 1884.*

W. Leche. *Zur Anatomie der Beckenregion bei Insectivora etc. Vergl. die allg. Uebersicht über die Säugethier-Literatur.*

— —. *Das Vorkommen und die morphol. Bedeutung des Pfannenknochens (Os acetabuli). Internationale Monatsschrift für Anatomie und Histologie. Bd. I. 1884.*

— —. *Zur Morphologie der Beutelknochen. Verhdlg. d. Biolog. Vereins zu Stockholm. III. Bd. 1891. No. 7.*

O. C. Marsh. *Vergl. verschiedene Artikel über fossile Reptilien in Americ. Journ. of science and arts. Vol. XVI—XXIII. (Handeln z. Th. auch über den Schultergürtel.)*

— —. *Dinocerata, a Monograph of an extinct Order of gigantic mammals. Washington 1884.*

E. Mehnert, *Untersuch. über die Entwicklung des Os pelvis der Vögel. Morphol. Jahrb. Bd. XIII. 1888.*

— —. *Untersuch. über die Entwicklung des Beckengürtels bei einigen Säugethieren. Ebendaselbst. Bd. XV. 1889.*

— —. *Untersuch. über die Entwicklung des Beckengürtels der Emys lutaria taurica. Ebendaselbst. Bd. XVI. 1790.*

— —. *Untersuch. über die Entwicklung des Os hypoischium (Os cloacae), Os epipubis und Ligamentum medianum pelvis bei den Eidechsen. Ebendaselbst. Bd. XVII. 1891.*

M. A. Sabatier. *Compar. d. ceintures thoraciques et pelv. dans la Série des Vertébrés. Acad. Science. et lettr. de Montpellier. Tom. IX. 1880.*

R. Wiedersheim. *Labyrinthodon Rütimeyeri. Abhandl. der Schweiz. Palaeontol. Gesellschaft. Bd. V. 1878.*

— —. *Ueber das Becken der Fische. Morph. Jahrb. Bd. VII. 1881.*

— —. *Zur Urgeschichte des Beckens. Berichte der naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i. B. VI. 1888.*

— —. *Ueber die Entwicklung des Schulter- und Beckengürtels. Anatom. Anz. IV. Jahrg. 1889. No. 14.*

— —. *Weitere Mittheilungen über die Entwicklungsgeschichte des Schulter- und Beckengürtels. Anat. Anz. V. Jahrg. 1890. No. 1.*

— —. *Das Gliedmassenskelet der Wirbelthiere, mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1792. (Enthält ein ausführliches Literatur-Verzeichniss.)*

— —. *Die Phylogenie der Beutelknochen. Eine entwicklungsgeschichtlich-vergleichend-anatomische Studie. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. LIII. Bd. Suppl. 1892.*

A. Smith Woodward. *Palaenotological Contributions to Selachian Morphology (Beckengürtel von Cyclobatis). Proc. Zool. Soc. of London 1888.*

6. Freie Gliedmassen.

P. Albrecht. *Beitrag zur Torsionstheorie des Humerus und zur morph. Stellung der Patella in der Reihe der Wirbelthiere. Inaug.-Dissert. Kiel 1875.*

— —. *Das Os intermedium tarsi der Säugethiere. Zool. Anz. VI. Jahrg. No. 145. 1883.*

— —. *1) Os trigone du pied chez l'homme, 2) Épihallux chez l'homme. 3) Epiphyses entre l'occipital et le sphénoide chez l'homme. Bulletin de la Société d'anthropologie de Bruxelles. Tome III, 3e fascicule. 1885.*

F. M. Balfour. *On the development of the skeleton of the paired fins of Elasmobranchs. etc. Proceed. of the zool. Soc. of London. 7. Juni 1881.*

— —. *Handbuch der vergl. Embryologie. Uebers. von Vetter. Jena 1881.*

— —. *A Monograph on the development of Elasmobranch fishes. London 1878.*

K. Bardeleben. *Das Os intermedium tarsi der Säugethiere. Zool. Anz. VI. Jahrg., 1883. No. 139.*

— —. *Beitr. z. Morphologie des Hand- und Fussskeletes. Sitz.-Ber. d. Jen. Gesellsch. Medic. u. Naturwissensch. 1885.*

— —. *Ueber neue Bestandtheile der Hand- und Fusswurzel der Säugethiere, sowie das Vorkommen von Rudimenten „überzähliger" Finger und Zehen beim Menschen. Jena'sche Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XIX. N. F. XII. Suppl. Heft III. 1886.*

G. Baur. *Der Tarsus der Vögel und Dinosaurier. Morph. Jahrb. Bd. VIII. 1883.*

— —. *Ueber das Archipterygium und die Entwicklung des Cheiropterygium. Zoolog. Anz. No. 209, VIII. Jahrg. 1885.*

— —. *Zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Reptilien. Ebendaselbst No. 208. VIII. Jahrg. 1885.*

— —. *Bemerkungen über den Astragalus und das Intermedium tarsi der Säugethiere. Morphol. Jahrbuch, Bd. XI. 1885. Enthält eine ausführliche Zusammenstellung der neueren Literatur über den Carpus und Tarsus.*

— —. *Zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Wirbelthiere Zool. Anz. VIII. Jahrg. 1885.*

— —. *Der älteste Tarsus (Archegosaurus). Ebendaselbst. IX. Jahrg. 1886.*

— —. *Die zwei Centralia im Carpus von Sphenodon (Hatteria) und die Wirbel von Sphenodon und Gecko verticillatus Laur. (G. verus Gray). Zool. Anz. IX. Jahrg. 1886.*

G. Baur. *Ueber die Kanäle im Humerus der Amnioten. Morpholog. Jahrb. Bd. XII. 1887.*

— —. *Beiträge zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Vertebraten. I. Theil: Batrachia. Jena 1888.*

— —. *Neue Beitr. z. Morphol. des Carpus der Säugethiere. Anat. Anz. IV. Jahrg. 1889.*

van Bemmelen. *Ueber die Herkunft der Extremitäten- und Zungenmuskulatur bei den Eidechsen. Anat. Anz. IV. Jahrg. 1889.*

J. E. V. Boas. *a) Ueber den Metatarsus der Wiederkäuer. b) Ein Fall von vollständiger Ausbildung des 2. und 5. Metacarpale beim Rind. Morphol. Jahrb. Bd. 16. 1890.*

G. Born. *Die sechste Zehe der Anuren. Morph. Jahrb. Bd. I. 1876.*

— —. *Eine frei hervorragende Anlage der vorderen Extremität bei Embryonen von Anguis fragilis. Zool. Anz. 1883, No. 150.*

— —. *Ueber das Skelet des Fersenhöckers von Rana fusca etc. Sitz. d. Schles. Gesellsch. f. vaterländ. Kultur vom 2. Juli 1879.*

— —. *Zum Carpus und Tarsus der Saurier. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.*

— —. *Nachträge zum Carpus und Tarsus. Morphol. Jahrb. Bd. VI, 1880. Enth. Mitth. über Anuren und Saurier.*

E. R. Boyer. *The mesoderm in Teleosts especially its share in the formation of the pectoral fin. Bull. Mus. of comparat. Zool. at Harvard College. Vol. XXIII. No. 2. 1892.*

E. Brandt. *Vergl. anatom. Untersuchungen über die Griffelbeine (Ossa calamiformia) der Wiederkäuer. Zool. Anz. XI. 1888.*

A. Bunge. *Ueber die Nachweisbarkeit eines biserialen Archipterygiums bei Selachiern und Dipnoërn. Jenaische Zeitschr., Bd. VIII.*

A. Carlsson. *Von den weichen Theilen des sogen. Praepollex und Praehallux. Biolog. Föreningens Förhandlingar (Verh. d. biolog. Vereins) in Stockholm. Stockholm 1890.*

— —. *Untersuch. über die weichen Theile der sog. überzähligen Strahlen an Hand und Fuss. K. Svenska. Vet.-Akad. Handlingar. Bd. 16. Afd. IV. Stockholm 1891.*

A. Cuénod. *L'articulation du coude. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Physiol. 1888. Bd. V.*

M. v. Davidoff. *Beitr. z. vergl. Anatomie der hinteren Gliedmassen der Fische. Morph. Jahrb., Bd. V, VI, IX.*

L. Döderlein. *Das Skelet von Pleuracanthus. Zool. Anz. XII. Jahrg. 1889.*

A. Dohrn. *Vergl. die beim Schultergürtel aufgeführte Arbeit dieses Autors.*

— —. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VI. Die paarigen und unpaarigen Flossen der Selachier. Mittheil. aus der zoolog. Station zu Neapel. V. Bd. 1. Heft. 1886.*

L. Dollo. *Sur l'origine de la nageoire caudale des Ichthyosaures. Bull. Soc. Belge de Géologie. T. VI. 1892.*

C. Emery. *Ueber die Beziehungen des Cheiropterygiums zum Ichthyopterygium. Zool. Anz. X. Jahrg. 1887.*

— —. *Zur Morphologie des Hand- und Fussskelets. Anat. Anz. V. Jahrg. 1890.*

— —. *Ulteriori studi sullo scheletro della mano degli Anfibi Anuri. R. Accad. dei Lincei. Vol. I, 1. Serie 5ª Rendiconti-Seduto del 3 aprile 1892.*

— —. *Studi sulla Morfologia dei Membri dei Mammiferi. Mem. R. Accad. d. Seiente dell'Istituto di Bologna. T. II. 1892.*

E. Fraas. *Ueber einen neuen Fund von Ichthyosaurus in Württemberg. Neues Jahrb. f. Mineralogie etc. Bd. II. 1892.*

A. Fritsch. *Ueber die Brustflosse von Xenacanthus Decheni, Goldf. Zoolog. Anzeiger. Bd. XI. 1888.*

— —. *Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Prag 1879 bis 1890. Bd. III. Heft 1. Selachii (Pleuracanthus, Xenacanthus). Prag. 1890.*

M. Fürbringer. *Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den schlangenähnlichen Sauriern. Leipzig 1870.*

— —. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. II Theile. Amsterdam 1888.*

— —. *Ueber die Nervencanäle im Humerus der Amnioten. Morphol. Jahrb. Bd. XI. 1886.*

C. Gegenbaur. *Ueber das Skelet der Gliedmassen der Wirbelthiere im Allgemeinen und der Hintergliedmassen der Selachier insbesondere. Jenaische Zeitschr., Bd. V. 1870.*

— —. *Ueber die Modificationen des Skelets der Hintergliedmassen bei den Männchen der Selachier und der Chimären. Ebendaselbst.*

C. Gegenbaur. *Ueber die Drehung des Humerus. Jenaische Zeitschr. Bd. IV.*

— —. *Untersuch. zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Leipzig 1864—65. I. Heft: Carpus und Tarsus. II. Heft: Brustflosse der Fische.*

— —. *Ueber das Archipterygium. Jenaische Zeitschr., Bd. VII 1872.*

— —. *Zur Morphologie der Gliedmassen der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb., Bd. II. 1876.*

— —. *Kritische Bemerkungen über Polydactylie als Atavismus. Morphol. Jahrb., Bd. IV, 1880.*

— —. *Ueber das Gliedmassenskelet der Enaliosaurier. Jenaische Zeitschr., Bd. V., Heft 3. 1870.*

— —. *Ueber Polydactylie. Morphol. Jahrb. Bd. XIV. 1888.*

P. Gervais. *Théorie du squelette humain fondée sur la comparaison ostéologique de l'homme et des animaux vertébrés. Paris, Montpellier 1856.*

A. Götte. *Ueber Entwicklung und Regeneration des Gliedmassenskelets der Molche. Leipzig 1879.*

W. A. Haswell. *Studies on the Elasmobranch Skeleton. Proc. Linnean Soc. of New-South-Wales, Vol. IX. part 1, 1. J.*

B. Hatschek. *Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der III. Versammlung. Berlin 1889.*

W. Henke und C. Reyher. *Studien über die Entwicklung der Extremitäten des Menschen etc. Sitzungsber. der K. Acad. d Wiss. III. Abthlg. Juliheft 1878.*

C. K. Hoffmann. *Beitr. z. vergl. Anat. der Wirbelthiere. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. IX.*

M. Holl. *Ueber die Entwicklung der Stellung der Gliedmassen des Menschen. Sitz.-Bericht K. Akad. d. Wissensch. in Wien. Math. naturw. Classe. Bd. C. Abth. III. Febr. 1891.*

G. B. Howes. *On the Skeleton and Affinities of the Paired Fins of Ceratodus, with Observations upon those of the Elasmobranchii. Proceed. Zool. Soc. London 1887.*

— —. *Observations on the Pectoral Fin-Skeleton of the Living Batoid Fishes and of the Extinct Genus Squaloraja, with especial reference to the Affinities of the same. Proceed. Zool. Soc. London 1890.*

— —. *On the Pedal Skeleton of the Dorking Fowl, with Remarks on Hexadactylium and Phalangeal Variation in the Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXVI. 1892.*

G. B. Howes und R. Ridewood. *On the Carpus and Tarsas of the Anura. Proceed. Zool. Soc. London. 1888.*

G. B. Howes and A. M. Davies. *Observat. upon the Morphology and Genesis of Supernumerary Phalanges, with especial reference to those of the Amphibia. Proc. Zool. Soc. of London. 1888.*

Humphry. *Observat. on the limbs of vertebrate animals; the plan of their construction; their homology and the comparison of the fore and hind limbs. 1860.*

T. H. Huxley. *Contributions to Morphology. Ichthyopsida. — No. 1. On Ceratodus Forsteri, with Observations on the Classification of Fishes. Proceed. Zoolog. Soc. Part. I. London 1876.*

— —. *On Ceratodus Forst. etc. Proceed. Zool. Soc. 1876.*

P. Jordan. *Die Entwicklung der vorderen Extremität der Anuren Batrachier. Inaug.-Dissert. Leipzig 1888.*

Hector F. E. Jungersen. *Remarks on the Structure of the Hand in Pipa and Xenopus. Annals and Magazine of natural. History. September 1891.*

G. Kehrer. *Beitr. zur Kenntniss des Carpus und Tarsus der Amphibien, Reptilien und Säuger. Berichte der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B. Bd. 1. 1886.*

J. Kollmann. *Handskelet und Hyperdactylie. Verhdl. d. anatom. Gesellsch. auf der II. Versammlung in Würzburg, den 20.—23. Mai 1888.*

W. Kükenthal. *Ueber die Hand der Cetaceen. Anat. Anz. III. Jahrg. 1888. (Vergl. die verschiedenen Aufsätze dieses Autors im IV. und V. Jahrg. des Anat. Anzeigers, sowie auch dessen grosses Werk: „Vergl.-anat. und entwickl.-geschichtl. Untersuch. an Walthieren". Jena 1889.)*

— —. *Ueber die Anpassung von Säugethieren an das Leben im Wasser. Zoolog. Jahrb. Bd. V. 1890.*

— —. *Mittheilungen über den Carpus des Weisswals. Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1892.*

— —. *Zur Entwicklung des Handskeletes des Krokodils. Ebendaselbst.*

H. Leboucq. *Le développement du prémier métatarsien et de son articulation tarsienne chez l'homme. Extr. d'annal. de la société de Médecine de Gand, 1882.*

H. Leboucq. *Resumé d'un mémoire sur la morphologie du carpe chez les mammifères. Bull. de l'Academie r. de médecine de Belgique*: 3. sér. t. XVIII. No. 1.

— —. *Rech. sur la morphologie du carpe chez les mammifères. Arch. de Biolog. Tome V. 1884.*

— —. *Sur la morphologie du carpe et du tarse. Anatom. Anzeiger, I. Jahrg. No. 1. Jena 1886.*

— —. *De l'os central du carpe chez les mammifères. Acad. Roy. Belgique, 3. sér. tom IV. 1882.*

— —. *La nageoire pectorale des cétacés au point de vue phylogénique. Anat. Anzeiger. II. Jahrg. 1887.*

— —. *L'Apophyse styloïde du 3e Métacarpien chez l'homme. Annal. de la Soc. de Médecine de Gand 1887. (Enthält auch zahlreiche Literatur-Angaben.)*

— —. *Rech. sur la Morphologie de la main chez les Pinnipèdes. (Studies from the Museum of Zool. in the Univ. Coll. Dundee 1888.) Vergl. auch Anatom. Anzeiger 1888.*

— —. *Rech. sur la Morphologie de la main chez les Mammifères marins (Pinnipèdes, Siréniens, Cétacés). Arch. de Biologie. T. IX. 1889. (Handelt auch von den Nagelbildungen).*

F. Leuthardt. *Ueber die Reduction der Fingerzahl bei Ungulaten. Inaug.-Dissert. Jena 1890.*

F. Leydig. *Ueber den Bau der Zehen bei Batrachiern und die Bedeutung des Fersenhöckers. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.*

O. C. Marsh. *Versch. Abhdlg. über fossile Saurier in Americ. Journ. of science and arts, Vol. XVI—XXIII. Von besonderem Interesse sind folgende Artikel:*
1) *The limbs of Sauranodon (Vol. XIX).*
2) *The wings of Pterodactyles (Vol. XXIII).*
3) *Polydactyle horses, recent and extinct (Vol. XVII).*

Vergl. auch die bei dem Literatur-Verzeichnisse über die Wirbelsäule aufgeführte Schrift von K. Zittel, Ueber die Flugsaurier aus dem lithogr. Schiefer Bayerns. Palaeontographica. Bd. XXIX.

O. C. Marsh. *Odontornithes, a Monograph on the extinct toothed birds of North-America. Washington 1880.*

— —. *Recent polydactyle horses. American Journ. of Science. Vol. XLIII. April 1892.*

Ch. Martins. *Nouvelle comparaison des membres pelviens et thoraciques chez l'homme et chez les mammifères, déduite de la torsion de l'humérus. Extr. de mém. de l'acad. d. Montpellier. T. III, VIII. 1857.*

— —. *Ost. comp. des articulations du coude et du genou. Mémoires de l'acad. de Montpelliar. T. III. 1862.*

P. Mayer. *Die unpaaren Flossen der Selachier. Mittheil. aus d. Zoolog. Station zu Neapel. VI. Bd. 1885.*

G. Mivart. *Notes on the fins of Elasmobranchs etc. Transact. of the St. Zool. Soc. of London. Vol. X. pt. 10. 1879.*

Ueber die Herkunft der Extremitäten vergl. auch K. E. v. Baer, Ueber Entw.-Geschichte der Thiere. II. Th. Königsberg 1837.

J. Niemiec, *Rech. morphol. sur les ventouses dans le règne animal. Dissert. Genf 1885.*

W. K. Parker. *On the Morphology of Birds. Proceed. Royal Soc. Vol. 42. (Handelt auch über Sternum, Schulter- und Beckengürtel.) 1887.*

— —. *On the Structure and Development of the Wing in the Common-Fowl. Philos. Transact. of the Royal Society of London. Vol. 179. 1888. Vergl. auch dessen Schrift: On the Morphology of the Duck and the Auk Tribes. R. Irish Academy „Cunningham Memoirs". No. VI. Dublin 1890.*

A. Melville Paterson. *The Position of the mammalian limb; regarded in the light of its innervation and development. Stud. in Anatomy from the Anatomical Departement of Owen's College. Vol. I. 1891.*

W. Pfitzner. *Die kleine Zehe. Eine anatomische Studie. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1890.*

C. Rabl. *Theorie des Mesoderms (Fortsetzung). Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1892.*

E. v. Rautenfeld. *Morphol. Untersuchungen über das Skelet der hinteren Gliedmassen von Ganoiden und Teleostiern. Inaug.-Dissert. Dorpat 1882.*

E. Rosenberg. *Ueber die Entwicklung des Extremitätenskelets bei einigen durch Reduction ihrer Gliedmassen characterisirten Wirbelthieren. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. XXIII.*

— —. *Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule und das Centrale Carpi des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. I. 1876.*

— —. *Ueber einige Entwicklungsstadien des Handskelets der Emys lutaria Marsili. Morphol. Jahrb. Bd. XVII.* 1891.

W. Roux. *Beitr. zur Morphologie der functionellen Anpassung. Structur eines hochdiffernzirten bindegeweb. Organs (Schwanzflosse des Delphins). Archiv für Anat. und Physiol. 1883.*

J. A. Ryder. *On the genesis of the extra terminal phalanges in the Cetacea. The Americ. Naturalist, 1885. Vol. XIX. p. 1013.*

M. Schlosser. *Ueber die Modificationen des Extremitäten-Skeletes bei den einzelnen Säugethierstämmen. Biol. Centralbl. IX. Bd.*

A. Schneider. *Ueber die Dipnoi und besonders die Flossen derselben. In „Zoolog. Beiträge". Bd. II. Breslau 1887.*

L. Stieda. *Der Talus und das Os trigonum Bardeleben's beim Menschen. Anat. Anzeiger. IV. Jahrg. 1889.*

R. Storms. *The Adhesive Disk of Echeneis. Ann. and Magaz. of natur. Hist. for July 1888. (Enth. eine ausgedehnte Literaturübersicht.)*

H. Strasser. *Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.*

M. Stuckens. *Note sur la ventouse abdominale du Liparis barbatus. Bull. de l'Acad. royale de Belgique. 3me série, t. VIII. No. 7. 1884.*

Th. Studer. *Die Forschungsreise S. M. S. „Gazelle" in den Jahren 1874 bis 1876. Herausgegeben von dem hydrograph. Amt der Admiralität. III. Theil: Zoolog. und Geologie. Berlin 1889. (Enthält werthvolle Mittheilungen über die Entwicklung des Extremitätenskelets der Pinguine.)*

J. K. Thacher. *Median and Paired Fins, a Contribution to the History of Vertebrate Limbs. Transact. of the Connecticut Academy. Vol. III. 1878.*

— —. *Ventral Fins of Ganoids. Transact. of the Connecticut Academy. Vol. IV. 1878.*

D'Arcy W. Thompson. *On the Hind Limb of Ichthyosaurus, and on the Morphology of Vertebrate Appendages. Rep. Brit. Assoc. Adv. Soc. 1885. pag. 1065—1066.*

— —. *On the Hind-Limb of Ichthyosaurus and on the Morphology of Vertebrate Limbs Journ. of Anatomy u. Physiol. Vol. XX. 1886.*

G. Tornier. *Ueber den Säugethier-Prachallux etc. Arch. f. Naturgeschichte, 1891.*

A. Tschau. *Rech. sur l'Extremité antérieure des oiseaux et des Reptiles. Inaug.-Dissert. Genève 1889.*

R. Wiedersheim. *Salamandrina persp. und Geotriton fuscus. Versuch einer vergl. Anatomie der Salamandrinen. Genua 1875.*

— —. *Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876. Nachträgl. Bemerkungen hierzu: Ebendaselbst Bd. III.*

— —. *Zur Gegenbaur'schen Hypothese über die Entstehung des Extremitätengürtels. Vortrag, gehalten im medicin. Referat-Club zu Freiburg i/B. am 11. Novbr. 1879.*

— —. *Labyrinthodon Rütimeyeri. Abhdl. der schweizer. paläontol. Gesellschaft Vol. V. 1878.*

— —. *Ueber die Vermehrung des Os centrale im Carpus und Tarsus des Axolotl. Morphol. Jahrb. Bd. VI.*

— —. *Das Skelet und Nervensystem von Lepidosiren annectens. Morphol. Studien. Heft I. Jena 1880. (Abgedruckt in: Jenaische Zeitschrift, Bd. XIV. Neue Folge, Bd. VII, Heft II.)*

— —. *Das Gliedmassenskelet der Wirbelthiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892.*

R. Zander. *Ist die Polydactylie als theromorphe Varietät oder als Missbildung anzusehen? Arch. f. pathol. Anat. Bd. 125.*

L. Zehnter. *Beiträge zur Entwicklung von Cypselus melba. Inaug.-Dissert. Bern 1890.*

D. Myologie.

P. Albrecht. *Beitrag zur Morphologie des M. omo-hyoideus und der ventralen, inneren Interbranchial-Muskulatur. Inaug.-Dissert. Kiel 1876.*

C. Bardeleben. *Muskel und Fascie. Jenaische Zeitschrift. Bd. XI. N. F. VIII.*

— —. *Ueber die Hand- und Fussmuskeln der Säugethiere, besonders die des Praepollex (Praehallux) und Postminiums. Anat. Anz. V. Jahrg. 1890.*

Th. Bischoff. *Beitr. zur Anat. des Hylobates leuciscus. München 1870.*

H. Brooks. *On the Morphology of the Extensor Muscles. Studies from the Museum of Zoology in University College Dundee. Dundee 1889.*

M. Cadiat. *Du développement de la partie cephalothoracique de l'embryon, de la formation du diaphragma, des pleures, du péricarde, du pharynx et de l'oesophage. Tourn. de l'anat. et de la physiol. Vol. XIV. 1878.*

A. Carlson. *Untersuch. über Gliedmassenreste bei Schlangen. Königl. Schwed. Acad. Bd. XI. No. 11.*

Chappuis. *Die morphol. Stellung der kleinen, hintern Kopfmuskeln. Inaug.-Dissert. Bern 1876.*

G. Cuvier. *Leçons d'anatomie comparée. Vol. I, II. Paris 1835.*

A. Dugês. *Rech. sur l'ostéologie et la myologie des batraciens à leurs différents âges. Paris 1834.*

M. v. Davidoff. *Beitr. z. vergl. Anat. der hinteren Gliedmasse der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. V—VI. 1879 und 1880.*

De Man. *Vergelijkende myologische en neurologische Studien over Amphibien en Vogels. Leiden 1873.*

A. Ecker and **R. Wiedersheim.** *Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864 bis 1882.*

J. G. Fischer. *Anat. Abhdlg. über die Perennibranchiaten u. Derotremen. Hamburg 1864.*

M. Fürbringer. *Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den schlangenähnlichen Sauriern. Leipzig 1870.*

— —. *Zur vergl. Anat. der Schultermuskeln. 1. und 2. Theil in: Jenaische Zeitschrift Bd. VII und VIII. 3. Theil in: Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.*

P. Fürbringer. *Unters. z. vergl. Anat. der Muskulatur des Kopfskelets der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr. Bd. IX. N. F. II.*

— —. *Ueber Deutung und Nomenklatur der Muskulatur des Vogelflügels. Morph. Jahrb. Bd. VI. 1885.*

H. Gadow. *Unters. über die Bauchmuskeln der Krokodile, Eidechsen und Schildkröten. Morphol. Jahrb. Bd. VII. 1881.*

— —. *Zur vergl. Anat. der Muskeln des Beckens und der hinteren Gliedmassen der Ratiten. Jena 1880.*

— —. *Beitr. z. Myologie d. hinteren Extremität der Reptilien. Morphol. Jahrb. Bd. VII. 1881.*

— —. *Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Abtheilung: Vögel.*

C. Gegenbaur. *Ueber den M. omo-hyoideus und seine Schlüsselbeinverbindung. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.*

v. Gorski. *Ueber das Becken der Saurier. Inaug.-Diss. Dorpat. 1852.*

Grenacher. *Muskulatur der Cyclostomen und Leptocardier. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVII.*

A. Günther. *Contrib. to the anat. of Hatteria (Rhynchocephalus Owen.) Philos. Trans. London 1847.*

M. Hair. *On the muscular fibres of the Alligator. Journ. of anat. and phys. Vol. II.*

M. Haughton. *On the muscular Anatomy of the Crocodile. Proceed. Roy. Irish. Acad. Dublin. Vol. IX. Dieselbe Abhdlg. figurirt auch in: Annals and Magazine of Nat. Hist. London III. Ser. vol. XVI.*

— —. *On the muscular Anatomy of the Alligator. Annals and Magaz. of Nat. Hist. London IV. Ser. vol. I.*

J. Henle. *Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Braunschweig 1868.*

W. His. *Mittheil. zur Embryologie der Säugethiere und des Menschen. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abth. 1881.*

C. K. Hoffmann. *Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Abthl.: Amphibien und Reptilien.*

T. H. Huxley. *Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Deutsch v. Ratzel. Breslau 1873.*

Humphry. *The muscles of the smooth Dog-Fish (Mustelus laevis). Journ. of Anat. and Physiol. Vol. VI.*

— —. *The muscles of Ceradotus. Ebendaselbst.*

— —. *The muscles and nerves of the Cryptobranchus iaponicus. Ebendaselbst.*

Humphry. *The muscles of Lepidosiren annectens with the cranial nerves. Ebendaselbst.*

— —. *The muscles of the Glass-Snake (Pseudopus Pallasii). Ebendaselbst.*

— —. *On the disposition of muscles in vertebrate animals. Ebendaselbst.*

— —. *On the disposition and homologies of the extensor and flexor muscles of the leg and fore-arm. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. III.*

S. Kaestner. *Ueber die allgemeine Entwicklung der Rumpf- und Schwanzmuskulatur bei Wirbelthieren. Mit besonderer Berücksichtigung der Selachier. Arch. f. Anat. und Physiol. 1892.*

G. Killian. *Zur vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Ohrmuskeln. Anat. Anz. V. Jahrg. 1890.*

J. H. F. Kohlbrügge. *Versuch einer Anatomie des Genus Hylobates (Muskeln und Nerven). Zool. Ergebnisse einer Reise in Niederl. Ost-Indien. Heft 2. Leiden 1890.*

P. Langerhans. *Zur Anat. des Amphioxus lanc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.*

— —. *Unters. über Petromyzon Planeri. Verhdlg. der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i/B. 1875.*

W. Leche. *Zur Morphologie der Beckenregion der Insectivora. Vorl. Mitthlg. Morphol. Jahrb. Bd. VI. 1880.*

— —. *Zur Anat. der Beckenregion bei Insectivora etc. K. Schwed. Acad. der Wissensch. Bd. XX. No. 4. 1882.*

A. Macalister. *On the homologies of the flexor muscles of the vertebrate limbs. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. II.*

F. Maurer. *Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien und deren Beziehung zu den gleichen Muskeln der Selachier und Teleostier. Morphol. Jahrb. XVIII. Bd. 1892.*

J. F. Meckel. *System der vergl. Anat. Bd. III und IV. Halle 1821—1833.*

St. G. Mivart. *On the myology of Menopoma allegh., Menobranchus int., Chamaeleon Parsonii. Proceed. Zool. Soc. London 1869 und 1870.*

J. Müller. *Vergl. Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1834—1845.*

R. Owen. *Anatomie of vertebrates. Vol. I. London 1866.*

E. Ravn. *Unters. über die Entwicklung des Diaphragmas und der benachb. Organe bei den Wirbelthieren. Arch. f. Anat. und Physiol. 1889 und Suppl. 1889. (Enth. ein ausführliches Literatur-Verzeichniss. Behandelt Lacerta und Kaninchen.)*

G. Retzius. *Biolog. Untersuchungen. N. F. I. No. 2. Muskelfibrille und Sarkoplasma. Stockholm 1890.*

H. Rex. *Ein Beitrag zur Kenntniss der Muskulatur der Mundspalte der Affen. Morphol. Jahrb. Bd. XII. 1887.*

G. Ruge. *Entwickl.-Vorgänge an der Muskulatur des menschl. Fusses. Morphol. Jahrb. Bd. IV. Suppl.-H. 1878.*

— —. *Zur vergl. Anat. der tieferen Muskeln in der Fusssohle. Ebendaselbst.*

— —. *Untersuchungen über die Extensorengruppe am Unterschenkel und Fuss des Menschen und der Säugethiere. Ebendaselbst.*

— —. *Ueber die Gesichtsmuskulatur der Halbaffen. Morphol. Jahrb. Bd. XI. 1885.*

— —. *Untersuchungen über die Gesichtsmuskulatur der Primaten. Leipzig 1887.*

— —. *Die vom Facialis innervirten Muskeln des Halses, Nackens und des Schädels eines jungen Gorilla („Gesichtsmuskeln"). Morphol. Jahrb. XII. Bd. 1887.*

— —. *Anatomisches über den Rumpf der Hylobatiden (Skelet, Muskulatur, Abschnitte des Gefäss- und Nervensystems, seröse Höhlen). Ein Beitrag zur Bestimmung der Stellung dieses Genus im Systeme. Zool. Ergebnisse einer Reise in Niederl. Ost-Indien. Heft 2. Leiden 1890.*

— —. *Zeugnisse für die metamere Verkürzung des Rumpfes bei Säugethieren. Der M. rectus thoraco-abdominalis der Primaten. Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1892.*

N. Rüdinger. *Die Muskeln der vordern Extremität der Vögel und Reptilien. Mit besonderer Rücksicht auf die analogen und homologen Muskeln bei Säugethieren und Menschen. Haarburg 1868.*

A. Schneider. *Beitr. zur vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879. (Enthält als Anhang „Grundzüge einer Myologie der Wirbelthiere").*

E. Selenka. *Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches. Abthlg.: Vögel.*

O. Seydel. *Ueber die Zwischensehnen und den metameren Aufbau des M. obliquus thoraco-abdominalis (abdominis) externus der Säugethiere. Morphol. Jahrb. XVIII. Bd. 1892.*

Sioli. *Vergl. Untersuch. über die Bauch- und Zwischenrippenmuskulatur der Wirbelthiere. Inaug.-Dissert. Halle 1875.*

C. Smalian. *Beitr. z. Anatomie der Amphisbaeniden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLII. Bd.*

H. Stannius. *Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Berlin 1856.*

L. Testut. *Les anomalies musculaires chez l'homme expliquées par l'anatomie comparée leur importance en Anthropologie. Paris 1884.*

N. Uskow. *Ueber die Entwicklung des Zwerchfells, des Pericardiums und des Coeloms. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XXII. 1883.*

B. Vetter. *Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. Jenaische Zeitschrift. Bd. VIII und XII. N. F. I. Bd.*

Ch. Westling. *Anat. Unters. über Echidna. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. XV. Afd. IV. 1889 (enthält eine Literatur-Uebersicht über die Myologie der Monotremen.*

R. Wiedersheim. *Salamandrina persp. und Geotriton fuscus etc. Genua 1875 (enthält eine ausführliche Schilderung des Schleudermechanismus der Zunge von Geotriton fuscus).*

— —. *Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.*
(Vergl. auch die beim Nervensystem aufgeführten Arbeiten von Ch. Westling und A. Carlson.)

J. W. van Wijhe. *Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhdl. d. K. Acad. der Wissensch. zu Amsterdam 1883.*

B. C. A. Windle. *The flexors of the digits of the hand. I. The Muscular of the Fore-Arm. Journ. of Anat. u. Physiol. Vol. XXIV. 1889.*

— —. *The pectoral Group of Muscles. Transact. R. Irish. Acad. Vol. XXIX. part XII. 1889.*

E. Elektrische Organe.

Babuchin. *Ueber die Bedeutung und Entwicklung der pseudoelektrischen Organe. Medic. Centr.-Blatt No. 35, pag. 545—548.*

— —. *Entwicklung der elektrischen Organe und Bedeutung der mot. Endplatten. Medic. Centr.-Blatt. 1870. No. 16 und 17.*

—. *Uebersicht der neueren Untersuchungen über Entwicklung, Bau und physiol. Verhältnisse der elektrischen und pseudo-elektrischen Organe. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1876.*

— —. *Beobachtungen und Versuche am Zitterwelse und Mormyrus des Niles. Arch. f. Anat. und Physiol. 1877.*

F. Boll. *Beiträge z. Physiologie von Torpedo. Arch. f. Anat. und Physiologie. 1873.*

— —. *1) die Structur der elektrischen Platten von Torpedo. 2) Die Structur der elektrischen Platten von Malopterurus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. 1874.*

— —. *Neue Untersuchungen zur Anat. und Physiol. von Torpedo. Monatsbericht der Berliner Akad. 1875.*

— —. *Neue Untersuchungen über die elektrischen Platten von Torpedo. Arch. f. Anat. und Physiol. 1876.*

G. V. Ciaccio. *Intorno all' intima tessitura dell' organo elletrico della torpedine (Torpedo Narke). Acad. delle scienze dell' istituto di Bologna. 21. Maggio 1874. Deutsch in Moleschott's Untersuchungen Bd. XI, 4. S. 416—419.*

E. Du Bois-Reymond. *Gesammelte Abhandlungen zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysik. Bd. II.*

— —. *Vorl. Bericht über die von Professor G. Fritsch in Aegypten angestellten neuen Untersuchungen an elektrischen Fischen. Monatsschrift d. Berl. Akad. Dec. 1881.*

A. Ecker. *Einige Beobachtungen über die Entwicklung der Nerven des elektrischen Organs von Torpedo Galvanii. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. I. 1848.*

— —. *Unters. zur Ichthyologie. Freiburg 1857.*

J. C. Ewart. *The Electric Organ of the Skate. Philos. Transact. Royal Soc. London. Vol. 179, 1888.*

— —. *The Electric Organ of the Skate. Philos. Transact. R. Soc. Vol. 183. London 1892.*

G. Fritsch. *Bericht über die Fortsetzung der Untersuchungen an elektrischen Fischen. Beitr. zur Embryol. von Torpedo. Sitzungsber. d. Berl. Akad. 1883.*

— —. *Die electr. Fische. Nach neuen Untersuchungen anatomisch-zoologisch dargestellt. Abth. I. Malopterurus electricus. Leipzig 1887. Abth. II. Die Torpedineen, Leipzig 1890. (Siehe auch die andern Schriften dieses Autors in den Sitz.-Berichten der Berliner Akademie der letzten 10 Jahre.)*

G. Fritsch. *Zur Organisation des Gymnarchus niloticus. Sitzungsber. d. Berl. Akad.*

F. Gotch. *The Electromotive Properties of the Electrical Organ of Torpedo marmorata. (Zwei Abhandlungen.) Philos. Transact. Royal Soc. of London. Vol. 178 (1887) and 179 (1888). (Physiologischen Inhaltes.)*

R. Hartmann. *Bemerk. über die elektrischen Organe der Fische. Arch. f. Anat. und Physiol. 1861.*

C. Sachs. *Beobachtungen und Versuche am südamerikanischen Zitteraale (Gymnotus electricus.) In Briefen an den Herausgeber (Du Bois-Reymond) und mit Vorbemerkungen des letzteren. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1877.*

L. de Sanctis. *Embryogénie des Organs électriques de la torpille et des organs pseudo-électriques de la raie. Journ. de Zool. p. Gervais II. p. 336—342.*

Sanderson, J. Burdon, and **Gotch, Francis,** *On the electrical Organ of the Skate. Journ. of Physiology, vol X. 1889.*

M. Schultze. *Zur Kenntniss der elektr. Organe der Fische. Abhdlg. d. naturf. Gesellsch. zu Halle IV. und V. Bd. 1858 und 1859.*

F. Nervensystem.

a) Centrales Nervensystem.

1. Fische.

F. Ahlborn. *Zur Neurologie der Petromyzonten. Vorl. Mitth Gött. Nachr. No. 20, 1882.*

— —. *Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX. 1883.*

L. Auerbach. *Die Lobi optici der Teleostier und die Vierhügel der höher organisirten Gehirne. Morph. Jahrb. Bd. XIV. 1888.*

F. M. Balfour. *The development of Elasmobranch Fishes. Journ. of Anat. and Phys. Vol. X. (Auch als Monographie ersch., London 1878.)*

— — and **W. N. Parker.** *On the structure and development of Lepidosteus. Philos. Transact of the Roy. Soc., London 1882. pt. II.*

J. Bellonci. *Ueber den Ursprung des Nervus opticus und den feineren Bau des Tectum opticum der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV. 1880.*

— —. *Ueber die centrale Endigung des Nervus opticus bei den Vertebraten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXXVII. 1888.*

W. Busch. *De Selachiorum et Ganoideorum encephalo. Berlin 1848.*

E. Calberla. *Zur Entwicklung des Medullarrohrs und der Chorda dorsalis der Teleostier und Petromyzonten. Morphol. Jahrb. Bd. III. 1877.*

C. G. Carus. *Versuch einer Darstellung des Nervensystems und besonders des Gehirns. Leipzig 1814.*

Cuvier & Valenciennes. *Hist. nat. des poissons. T. I. Paris 1828.*

A. Dohrn. *Stud. zur Urgesch. des Wirbelthierkörpers. Mittheil. aus der Zoolog. Station zu Neapel. III. Bd. 1881, Heft 2 und IV. Bd. 1882, Heft 1. Ferner Bd. VI. Heft 3. 1884. Letzterer Aufsatz handelt zum grossen Theile über Hirnnerven im Anschluss an die von Dohrn vertretene Auffassung der Phylogenie des Schädels. Ferner Bd. VIII, 1888, Bd. IX. 1890, Bd. X. 1891.*

A. Ecker. *Anat. Beschreib. des Gehirns vom karpfenartigen Nilhecht. 1854.*

L. Edinger. *Untersuchungen über die vergl. Anatomie des Gehirns. 1. Das Vorderhirn, 2. Das Zwischenhirn (Selachier, Amphibien). Frankfurt a/M. 1888, 1891. (Behandelt die feineren Structurverhältnisse bei Fischen, Amphibien und Reptilien.)*

G. Fritsch. *Unters. über den feineren Bau des Fischgehirns. Berlin 1878.*

— —. *Ueber einige bemerkenswerthe Elemente des Centralnervensystems von Lophius piscatorius. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVII. 1886.*

R. Fusari. *Untersuchungen über die feinere Anatomie des Gehirns der Teleostier. Internat. Monatsschr. für Anatomie und Physiologie. Bd. IV. 1887.*

A. Götte. *Beitr. z. Entw.-Geschichte der Wirbelthiere. III. Ueber die Entwicklung des Centralnervensystems der Teleostier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII, 1877.*

A. Götte. *Ueber die Entstehung und die Homologieen d. Hirnanhangs. Zool. Anz. VI. Jahrg. 1883. No. 142.*

N. Goronowitsch. *Das Gehirn und die Cranialnerven von Acipenser ruthenus. Ein Beitrag zur Morphologie des Wirbelthierkopfes. Morph. Jahrb. Bd. XIII. 1888.*

M. Gottsche. *Vergl. Anatomie des Gehirns der Grätenfische. Archiv für Anatomie und Physiol. 1835.*

B. Haller. *Ueber das Centralnervensystem, insbesondere über das Rückenmark von Orthagoriscus mola. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. 1891.*

Hatschek *(vergl. dessen beim Kopfskelet aufgeführte Arbeit über die Metamerie des Amphioxus etc.).*

W. His. *Eröffnungsrede zur VI. Versammlung der Anatom. Gesellsch. zu Wien 1892. (Behandelt die Grundlagen einer allgemeinen Morphologie des Vertebratengehirns.)*

C. K. Hoffmann. *Zur Ontogenie der Knochenfische. Verhdl. der K. Akad. d. Wissensch. zu Amsterdam. Bd. XXIII. 1882, und Arch. für mikr. Anat. Bd. XXIII, 1883.*

C. Kupffer. *Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische. Arch. für mikr. Anat., Bd. IV, 1868.*

— —. *Mittheil. z. Entwicklungsgeschichte des Kopfes bei Acipenser sturio. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München. 1891.*

— —. *Studien z. vergl. Entw.-Gesch. der Cranioten. 1. Heft. Die Entwicklung des Kopfes von Acipenser Sturio an Medianschnitten untersucht. München und Leipzig, 1893. (Sehr wichtig für die Hirn-Anatomie im Allgemeinen.)*

M. v. Lenhossék. *Beobachtungen an den Spinalganglien und dem Rückenmark von Pristiurusembryonen. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.*

P. Mayser. *Vergl. anat. Studien über das Gehirn der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVI. 1881.*

v. Miklucho-Maclai. *Beitr. z. vergl. Neurologie der Wirbelthiere. Das Gehirn der Selachier. Leipzig 1870.*

J. Müller. *Vergl. Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1840.*

J. Müller und **J. Henle.** *Syst. Beschreibung der Plagiostomen. Berlin 1841.*

W. Müller. *Ueber Entwicklung und Bau der Hypophysis und des Processus infundibuli cerebri. Jenaische Zeitschr., Bd. VI, 1871.*

F. Nansen. *The Structure and Combination of the Histological Elements of the Central Nervous System. Bergen 1887. (Umfasst zahlreiche Wirbellose und von Vertebraten Amphioxus und Myxine.*

J. Oellacher. *Beitr. zur Entwicklung der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellenei. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIII.*

H. F. Osborn. *The origin of the Corpus callosum etc. Part I und II. Morphol. Jahrb. Bd. XII. 1888.*

T. Jeffery Parker. *Notes from the Otago University Museum. On the Nomenclature of the brain and its Cavities. Nature. Vol. XXXV. No 896. 1886.*

— —. *Notes on Carcharodon rondelettii. Proceed. of the Zool. Society of London 1887. (Enthält auch Notizen über das Skelet, den Darm und die Geschlechtsorgane.)*

J. Platt. *A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head. Journ. of Morphology. Vol. V. No. 1. 1891.*

H. Rabl-Rückhard. *Die gegenseitigen Verhältnisse der Chorda, Hypophysis etc. bei Haifischembryonen, nebst Bemerkungen über die Deutung der einzelnen Theile des Fischgehirns. Morph. Jahrb. Bd. VI, 1880.*

— —. *Zur Deutung und Entwicklung des Gehirns der Knochenfische. Arch. f. Anat. u. Phys. 1882.*

— —. *Entwicklung des Knochenfischgehirns (Entw. der Zirbel.). Sitzg. v. 18. April 1882 der Ges. f. naturf. Freunde in Berlin.*

— —. *Weiteres zur Deutung des Gehirns der Knochenfische. Biol. Centralbl. III. Bd. 1883. No. 1.*

— —. *Das Grosshirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1883.*

— —. *Das Gehirn der Knochenfische. Vortrag, gehalten in der Gesellschaft für Heilkunde zu Berlin am 20. Juni 1884. Später publ. in der deutsch. medic. Wochenschrift No. 33 ff. 1884. Berlin.*

H. Rabl-Rückhard. *Zur onto- und phylogenetischen Entwicklung des Torus longitudinalis im Mittelhirn der Knochenfische. Anatom. Anz. II. Jahrg. 1887*

H. Rathke. *Ueber die Entstehung der Glandula pituitaria. Arch. für Anat. und Physiol. 1838.*

M. Reichenheim. *Beitr. zur Kenntniss des elektrischen Centralorganes von Torpedo. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1873.*

E. Reissner. *Beitr. zur Kenntniss vom Bau des Rückenmarkes von Petromyzon fluviatilis. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1860.*

G. Retzius. *Biol. Untersuchungen. Neue Folge. II, III, IV. Stockholm 1891, 1892. (Enthält u. a. Beiträge zur Kenntniss des Centralnervensystems des Amphioxus und von Myxine glutinosa.)*

M. Sagemehl. *Beitr. zur vergl. Anatomie der Fische (Hirnhäute der Knochenfische). Morphol. Jahrb. Bd. XI, 1883.*

W. B. Scott. *Beitr. z. Entw.-Gesch. der Petromyzonten. Morphol. Jahrbücher, Bd. VII, 1881.*

Serres. *Anatomie comparée du cerveau dans les quatres classes des animaux vertébrés. T. I. u. II. Paris. 1821—1826.*

A. Shipley. *On some pints in the development of Petromyzon fluviatilis. Quart. Journ. of microscop. Science. Vol. XXVII. 1887.*

H. Stannius. *Ueber den Bau des Gehirns des Störs. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1835.*

— —. *Zootomie der Fische. Berlin 1846.*

J. Steiner. *Die Functionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese. II. Abth. Die Fische. Braunschweig 1888.*

L. Stieda. *Studien über das centrale Nervensystem der Knochenfische. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XVIII.*

— —. *Ueber die Deutung der einzelnen Theile des Fischgehirns. Ebendas. Bd. XXIII.*

— —. *Ueber den Bau des Rückenmarkes der Rochen und der Haie. Ebendas. Bd. XXIII.*

J. Waldschmid. *Beitr. zur Anatomie des Centralnervensystems und des Geruchsorganes von Polypterus bichir. Anat. Anzeiger. II. Jahrg. 1887.*

J. W. v. Wijhe. *Ueber den vorderen Neuroporus und die phylogenetische Function des Canalis neurentericus der Wirbelthiere. Zool. Anz. VII, No. 183. 1884.*

E. Ziegler. *Die embryonale Entwicklung von Salmo salar. Inaug.-Dissert. Freiburg i/B. 1882.*

2. Dipnoër.

H. Beauregard. *Encéphale et nerfs craniens du Ceratodus Forsteri. Robin et Pouchet, Journ. de l'anat. et de la physiol. Paris 1881.*

R. Burckhardt. *Das Centralnervensystem von Protopterus annectens. Eine vergl. anatom. Studie. Berlin 1892.*

A. Dohrn. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mitth. der Zool. Station zu Neapel, Bd. III.*

G. Fulliquet. *Recherches sur le cerveau du Protopterus annectens. Dissertation, Genève 1886.*

A. Sanders. *Contrib. to the Anatomy of the Central Nervous System in Ceratodus Forsteri. Annal. and Magazine of Natural History. Series VI, Vol. III, No. 15. 1889.*

Serres, *Rech. sur quelques points des l'organisation du Lepidosiren annectens, description du cerveau. Compt. rend. de l'Académie des sciences de Paris. T. LVII. 1863.*

R. Wiedersheim. *Das Skelet und Nervensystem von Lepidosiren annectens. Morph. Studien, Heft I. Jena 1880.*

3. Amphibien.

R. Burckhardt. *Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis. Zeitschr. f. wiss. Zool. LII. 1891.*

L. Edinger. *Untersuch. über die vergl. Anatomie des Gehirns. I. Das Vorderhirn. Abhdl. d. Senckenb. naturf. Ges. Bd. XV. 1888. II. Das Zwischenhirn (Selachier und Amphibien). Bd. XVIII. 1892.*

A. Ecker. *Icones physiologicae. Leipzig 1851—1859.*

A. Ecker und R. Wiedersheim. *Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—1882.*

J. G. Fischer. *Amphibiorum nudorum neurologiae specimen primum. Berlin 1843. (Müll. Arch. 1844.)*

A. Götte. *Entw.-Geschichte der Unke. Leipzig 1875.*

C. K. Hoffmann. *Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs. Abtheil. Amphibien.*

M. Köppen. *Zur Anatomie des Froschgehirns. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1888.*

C. Kupffer. *Ueber primäre Metamerie des Neuralrohres der Vertebraten. K. bayer. Akad. d. Wissensch. Sitz.-Ber. vom 5. Dec. 1885.*

Mc. Clure. *The segmentation of the primitive vertebrate brain. Journ. of Morphology. 1890.*

Zimmermann. *Ueber die Metamerie des Wirbelthierkopfes. Verhdl. d. anat. Gesellsch. 1891.*

Froriep. *Zur Frage der sogen. Neuromerie. Verhdl. d. anat. Gesellsch. 1892.*

H. Osborn. *Preliminary notes upon the brain of Menopoma. Proceed. of the Acad. of nat. scienc. of Philadelphia. October 1884.*

— —. *Observations upon the presence of the corpus callosum in the brains of Amphibians and Reptiles. Zool. Anz. IX. Jahrg. 1886.*

— —. *A Contribution to the internal Structure of the Amphibian Brain. Journ. of Morphology. Vol. II. 1888.*

— —. *Note upon the cerebral commissures in the lower Vertebrata and a probable fornix rudiment in the brain of Tropidonotus.*

L. Stieda. *Ueber den Bau des centralen Nervensystems der Amphibien und Reptilien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXV.*

J. Waldschmidt. *Zur Anatomie des Nervensystems der Gymnophionen. Jenaische Zeitschr. Bd. XX. 1886.*

R. Wlassak. *Das Kleinhirn des Frosches. (Histologisehe Structur, Faserverlauf.) Arch. f. Anat. und Physiol. Physiol. Abthlg. 1888.*

R. Wiedersheim. *Zur Anat. des Amblystoma Weismanni. Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. XXXII.*

4. Reptilien.

Bojanus. *Anatome testudinis europaeae. Vilnae 1819—21.*

M. Braun. *Die Entwicklung des Wellenpapageies etc. Würzburg 1881.*

— —. *Aus der Entwicklung des Wellenpapageies. Verhdlg. der Phys.-medic. Gesellsch. zu Würzburg, Bd. XV, IV.*

— —. *Entw.-Vorgänge am Schwanzende bei einigen Säugethieren etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1882.*

J. G. Carus. *Darstellung des Nervensystems und Gehirns. Leipzig 1818.*

L. Edinger *(vergl. die Fische).*

C. L. Herrick. *Notes on the Brain of the Alligator. Journ. of the Cincinnati Soc. of Natural Hist., Vol. XII. (Vergl. auch die Arbeiten dieses Autors über das Reptil- und Fischhirn im Journ. of Comparative Neurology, Vol. I, sowie im Anat. Anz. VI. Jahrg. 1891, und VII. Jahrg. 1892.)*

C. H. Hoffmann. *Weitere Untersuchungen zur Entw.-Gesch. der Reptilien. Morphol. Jahrb., Bd. XI, 1885.*

M. Köppen. *Beitr. zur vergl. Anat. des Centralnervensystems der Wirbelthiere. Zur Anatomie des Eidechsengehirns. Morphol. Arbeiten, herausgeg. von G. Schwalbe. I. Bd. 3. Heft.*

F. Leydig. *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.*

Orr. *A contribution to the Embryology of the Lizard. Journ. of Morphol. Vol. I. 1887.*

R. Owen. *On the Anat. of Vertebrates. Vol. I. Fishes and Reptiles. London 1866. (Enthält neben vielen anderen werthvollen Notizen über das Gehirn der Vertebraten im allgem. eine genaue Beschreibung des Schildkrötengehirns.)*

H. Rabl-Rückhard. *Das Centralnervensystem des Alligators. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXX.*

— —. *Ueber das Vorkommen eines Fornixrudimentes bei Reptilien (Psammosaurus terrestris). Vorl. Mitth. Zool. Anz. No. 84, 1881.*

J. Steiner. *Ueber das Centralnervensystem der grünen Eidechse, nebst weiteren Untersuchungen über das des Haifisches. Sitz.-Ber. d. K. Preuss. Acad. d. Wissensch. zu Berlin. Bd. XXXII, 1886.*

H. Strahl. *Ueber die Entwicklung des Canalis myeloentericus etc. Arch. für Anat. und Physiol. 1881. Vgl. auch das Litt.-Verz. des Urogenitalsystems pag. 895.*

H. Stannius. *Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. II. Th.*

L. Stieda. *Ueber den Bau des centralen Nervensystems der Amphibien und Reptilien Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. XXV.*

5. Vögel.

A. Bumm. *Das Grosshirn der Vögel. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXVIII. 1883.*

L. Stieda. *Studien über das centrale Nervensystem der Vögel u. Säugethiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIX.*

Im Uebrigen vergl. die verschiedenen mit der Entw.-Geschichte der Vögel sich befassenden Lehr- u. Handbücher von Kölliker, Foster und Balfour etc.

Eine vorzügliche Schilderung hat das Nervensystem der Vögel von Gadow (vergl. das Bronn'sche Sammelwerk) erfahren.

6. Säugethiere.

Th. Bischoff. *Die Grosshirnwindungen des Menschen. München 1868. Vgl. auch dessen Schriften über das Schimpansen-, Orang-Outan- und Gorillagehirn in den Sitz.-Ber. der Münchener Acad. vom Jahre 1874, 1876 und 1877.*

P. Broca. *Étude sur le cerveau du Gorille. Revue d'anthropologie, 1878.*

— —. *Anatomie comparée des circonvolutions cérébrales. Ebendas. 1878.*

— —. *Rech. sur les centres olfactifs. Ebendas. 1879.*

E. Dursy. *Zur Entw.-Geschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere. Tübingen 1869. Mit Atlas.*

O. Eberstaller. *Das Stirnhirn. Ein Beitrag zur Anatomie der Oberfläche des Grosshirns. Wien und Leipzig. 1890.*

A. Ecker. *Zur Entw.-Gesch. der Furchen und Windungen der Grosshirnhemisphären im Fötus des Menschen. Arch. f. Anthrop., Bd. III.*

— —. *Die Hirnwindungen des Menschen. Braunschw. 1869. II. Aufl. 1885.*

v. Familiant. *Beiträge zur Vergleichung der Hirnfurchen bei den Carnivoren und den Primaten etc. Inaug.-Dissert. Bern 1885.*

M. Flesch. *Ueber die Hypophyse einiger Säugethiere. Tageblatt der 58. Versammlung deutscher Naturforscher u. Aerzte in Strassburg. 1885.*
(Siehe auch über dasselbe Thema das Tageblatt der 57. Versammlung zu Magdeburg.)

P. Flechsig. *Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. Auf Grund entw.-geschichtl. Unters. Leipzig 1876.*

S. Ganser. *Vergl. anat. Studien über das Gehirn des Maulwurfs. Morph. Jahrb. Bd. VII, 1882.*

C. Giacomini. *Sul cervello di un Chimpansè. Atti della R. Acad. delle Scienze di Torino. Vol. XXIV. 1889.*

H. Gierke. *Die Stützsubstanz des Centralnervensystems. Arch. f. mikroskopische Anat. Bd. XXV, 1885 u. Bd. XXVI, 1886.*

C. Golgi. *Ueber den feineren Bau des Rückenmarkes. Anat. Anz. V. Jahrg. 1890. Dieser Aufsatz enthält ein Litteratur-Verzeichniss aller auf die feinere Anatomie des Centralnervensystems sich erstreckenden Arbeiten des Verfassers.*

G. Guldberg. *Zur Morphologie der Insula Reilii. Anat. Anz. II. Jahrg. 1887. (Weitere Arbeiten des Verfassers über dieses Thema stehen in Aussicht.)*

J. Henle. *Handbuch der Nervenlehre des Menschen. 2. Aufl. Braunschweig 1879.*

W. His. *Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. Abhdl. d. math.-phys. Classe der K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. XIII. No: VI. Leipzig 1886.*

— —. *Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Ebendas. Bd. XV. Leipzig 1888.*

— —. *Zur Geschichte des Gehirns sowie der centralen und peripheren Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Ebendaselbst. Bd. XIV. Nr. VII. Leipzig 1888.*

— —. *Die Formentwicklung des menschl. Vorderhirns. Ebendas. Bd. XV. 1889.*

W. His. *Die Entwicklung des menschlichen Rautenhirns etc. Ebendaselbst Bd. XVII. 1890.*

— —. *Histogenese und Zusammenhang der Nervenelemente. Referat i. d. anatom. Section des internat. medizin. Congresses z. Berlin. 1890. Siehe auch Arch. für Anat. und Physiologie. Suppl.-Bd. 1890.*

G. Jelgersma. *Ueber den Bau des Säugethiergehirns. Morphol. Jahrb. XV. Bd. 1889.*

A. Kölliker. *Der feinere Bau des verlängerten Markes. Anat. Anz. VI. Jahrg. 1891.*

W. Kükenthal. *Vergl. anatom. und entwickl.-geschichtl. Untersuchungen an Walthieren. [Kapitel III: Das Centralnervensystem der Cetaceen; gemeinsam mit Privatdocent Dr. med. Th. Ziehen.] Jena 1889. Enthält auch viele, namentlich die äusserliche Gestaltung (Windunystypus etc.) betreffende Angaben über das Gehirn der Ungulaten, Chelophoren, Pinnipedier und Carnivoren.*

J. Krueg. *Ueber die Furchung der Grosshirnrinde der Ungulaten. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. XXXI, 1879.*

— —. *Ueber die Furchen auf der Grosshirnrinde der zonoplacentalen Säugethiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIII. 1881.*

M. v. Lenhossék. *Ueber die Pyramidenbahnen im Rückenmark einiger Säugethiere. Anat. Anz. IV. Jahrg. No. 7. 1889.*

— —. *Zur Kenntniss der Neuroglia des menschlichen Rückenmarkes. Verhdl. d. Anat. Gesellsch. auf der V. Versammlung in München, vom 18.—20. Mai 1891.*

— —. *Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. In: Fortschritte der Medizin. Bd. X. 1892.*

Leuret et Gratiolet. *Anatomie comparée du système nerveux. Paris 1839—1857.*

S. Lothringer. *Untersuchungen an der Hypophyse einiger Säugethiere und des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVIII. 1886.*

J. Luys. *Recherches sur les système nerveux cérébrospinal. Paris 1865. Mit Atlas von 40 Tafeln.*

— —. *Iconographie photographique des centres nerveux. Paris 1872.*

V. v. Mihalcovics. *Entw.-Geschichte des Gehirns. Nach Untersuch. an höheren Wirbelthieren und dem Menschen. Leipzig 1877.*

R. Owen. *Anatomy of vertebrates. Vol I. London 1858.*

A. Pansch. *De sulcis et gyris in cerebris simiarum et hominum. Kieler Habil.-Schrift. Eutin 1867.*

— —. *Ueber die typische Anordnung der Furchen und Windungen auf den Grosshirnhemisphären des Menschen und der Affen. Archiv für Anthropol. Bd. III.*

— —. *Ueber gleichwerthige Regionen am Grosshirn der Carnivoren und der Primaten. Medic. Centralbl. 1875, No. 38.*

— —. *Beitr. zur Morphologie des Grosshirns der Säugethiere. Morph. Jahrb., Bd. V, 1879. (Canina, Felina, Ursina, Mustelina.)*

C. B. Reichert. *Der Bau des menschlichen Gehirns. Leipzig 1859 und 1861.*

G. Schwalbe. *Lehrbuch der Neurologie. Zugleich als zweite Abtheilung des zweiten Bandes von Hoffmann's Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Erlangen 1880.*

— —. *Der Arachnoidalraum, ein Lymphraum und sein Zusammenhang mit dem Perichorioidalraum. Medic. Centralbl. 1869. No. 30.*

J. Symington. *The cerebral commissures in the Marsupialia and Monotremata. Journ. of Anat. and Physiol. Bd. XXVII. 1892.*

Fr. Tiedemann. *Anatomie und Bildungsgeschichte des Gehirns im Fötus des Menschen. Nürnberg 1816.*

Vergl. auch die Lehr- und Handbücher über Entw.-Geschichte im Allgemeinen von Kölliker, His, Foster und Balfour, Häckel, Rathke etc.

W. Turner. *The Convolutions of the brain etc. Journ. of Anat. and Physiol. October 1890. (Enthält eine grosse Zahl von Abbildungen der Gehirnwindungen von Vertretern aller Hauptgruppen der Säugethiere.)*

W. Waldeyer. *Das Gorilla-Rückenmark. Abhandl. d. K. Preuss. Akad. d. Wissensch. Berlin 1888.*

— —. *Das Gibbonhirn. Festschr. R. Virchow gewidmet. 1891. („Internat. Beitr. zur wissensch. Medizin." Bd. I.)*

Th. Ziehen. *Zur vergl. Anat. der Hirnwindungen mit spec. Berücks. der Gehirne von Ursus maritimus und Trichechus rosmarus. Anat. Anz. V. Jahrg. No. 24. 1890.*

E. Zuckerkandl. *Ueber das Riechcentrum. Eine vergleichend-anatomische Studie. Stuttgart 1887.*

b) Glandula pinealis cerebri (Parietalorgan und Stirnorgan).

F. Ahlborn. *Ueber die Bedeutung der Zirbeldrüse. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XL. 1884.*

J. Beard. *The parietal Eye in Fishes, Nature, Vol. 36. No. 924. Juli 1887.*

— —. *Morphol. Studies No. 1. The Parietal Eye of the Cyclostome Fishes. Quart. Journ. of Microsc. Science. July 1888.*

E. Béraneck. *Ueber das Parietalauge der Reptilien. Jenaische Zeitschr. 1887.*

— —. *Sur le nerf pariétal et la morphologie du troisième oeil des Vertébrés. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.*

J. Carrière. *Neuere Untersuchungen über das Parietalorgan. Biolog. Centralbl. IX. Bd. No. 5. 1889. (Kritische Uebersicht.)*

J. Cattie. *Ueber die Epiphyse der Fische. Arch. de Biologie. Vol. III. 1882.*

E. Ehlers. *Die Epiphyse am Gehirn der Plagiostomen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXX.*

Eycleshymer. *Paraphysis and Epiphysis in Amblystoma. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.*

M. Flesch. *Ueber die Deutung der Zirbel bei den Säugethieren. Anat. Anz. III. Jahrg. 1888.*

Francotte. *Rech. sur le développement de l'épiphyse. Arch. de Biologie, 1888.*

H. de Graaf. *Bydrage tot te Kennis van den Bouw en de Ontwikkeling der Epiphyse bei Amphibiën en Reptiliën (Proefschrift). Leiden 1886.*

— —. *Zur Anatomie und Entwicklung der Epiphyse bei Amphibien und Reptilien. Zoolog. Anz. IX. Jahrg. 1886.*

R. Hanitsch. *On the Pineal Eye of the Young and Adult Anguis fragilis. Proc. Biol. Soc. Liverpool. Vol. III. 1889.*

Ch. Hill. *Development of the Epiphysis in Coregonus albus. Journ. of Morphol. Decbr. 1891.*

Ch. Julin. *De la Signification morphologique de l'Épiphyse (Glande pinéale) des Vertébrés. Bull. scientif du Nord; 2. Série. — Xme année. Paris 1887. (Enthält eine Uebersicht über das „Pinealauge" sämmtlicher Classen der Wirbelthiere.)*

F. Leydig. *Das Parietalorgan der Amphibien und Reptilien. Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Ges. Bd. XVI. 1890. Vergl. auch Biolog. Centralbl. Bd. VIII. 1889.*

Ph. Owsiannikow. *Ueber das dritte Auge von Petromyzon fluviatilis nebst einigen Bemerkungen über dasselbe Organ bei anderen Thieren. Mém. de l'Acad. Impér. des Sciences de St. Pétersbourg. VI. Série. Tome XXXVI. No. 9. 1888.*

A. Peytoureau. *La glande pinéale et le troisième œil des Vertébrés. Paris 1887. (Enthält eine ausführl. historische Behandlung des Organes von Galen bis auf unsere Tage.)*

W. E. Ritter. *The parietal eye in some lizards from the western United States. Bull. Museum of comp. Zoöl. at Harvard College, Vol. XX. No. 8. 1891. (Enthält eine sehr ausführl. Literaturübersicht über das Pineal-Auge.)*

W. Scott. *The parietal Eye of the Cyclostome Fishes. Journ. of Morphology. Decbr. 1887.*

E. Selenka. *Das Stirnorgan der Wirbelthiere. Biolog. Centralbl. Bd. X. 1890.*

W. Baldwin Spencer. *The parietal Eye of Hatteria. „Nature", No. 863. Vol. 34. London 1886.*

— —. *Preliminary Communication on the Structure and Presence in Sphenodon and other Lizards of the Median Eye. Proceed. Royal Soc. No. 245. 1886.*

— —. *On the Presence and Structure of the Pineal Eye in Lacertilia. Quart. Journ. of microscopic. Science, New Series, No. CVI. (Vol. XXVII, Part. II.) 1886.*

H. Strahl und **E. Martin.** *Die Entwicklung des Parietalauges bei Anguis fragilis und Lacerta vivipara. Arch. f. Anat. und Physiol. 1888.*

R. Wiedersheim. *Ueber das Parietalauge der Reptilien. Anat. Anz. 1886.*

c) Peripheres Nervensystem.

O. A. Anderson. *Zur Kenntniss des sympathischen Nervensystems der urodelen Amphibien. Zoolog. Jahrb. V. Bd. 1892.*

F. M. Balfour. *A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes. London 1878.*

J. Beard. *The system of branchial Sense Organs and their associated Ganglia in Ichthyopsida. A contribution to the ancestral history of Vertebrates. Quart. Journ. of Microscop. Science 1885.*

— —. *The Ciliary or Motoroculi ganglion and the Ganglion of the ophthalmicus profundus in Sharks. Anatom. Anz. II. Jahrg. 1887.*

— —. *The development of the Peripheral Nervous-System in Vertebrates. Part. I. Quart. Journ. of Microsc. Science. 1888. Vergl. Anat. Anz. III. Jahrg. No. 29 und 30. 1888.*

Van Bemmelen. *Die Halsgegend der Reptilien. Zool. Anz. X. Jahrg. 1887. (Handelt unter Anderem über den Vagus mit seinen Rami laryngei, vergl. auch das grosse, in der Uebersichtsliteratur „Reptilien" aufgeführte Werk desselben Autors.)*

E. Béraneck. *Rech. sur le développement des nerfs craniaux chez les Lézards. Recueil. zoolog. suisse. T. I.*

A. Carlsson. *Beitr. z. Kennt. d. Anatomie d. Schwimmvögel. Abh. d. K. Schwed. Vet. Acad. Bd. III.*

— —. *Untersuchungen über Gliedmassenreste der Schlangen. Königl. Schwed. Acad. Bd. 11. No. 11.*

O. Chevrel. *Sur l'Anatomie du Système nerveux grand sympathique des Elasmobranches et des Poissons osseux. Poitiers 1889.*

G. Chiarugi. *Lo sviluppo dei Nervi vago, accessorio, ipoglosso e primi cervicali nei Sauropsidi e nei Mammiferi. Atti della Società Toscana di Scienze Naturali residente in Pisa, Vol. X. 1889.*

— —. *Osservazioni intorno alle prime fasi di sviluppo dei nervi encefalici dei Mammiferi e in particolare sulla formazione del nervo olfattivo. Monitore zoologico italiano, Firenze. — Anno II. 1891.*

M. v. Davidoff. *(Vergl. die beim Extremitätenskelet und bei der Myologie aufgeführten Arbeiten dieses Autors.)*

A. Dohrn. *Vergl. die Literatur des Centralnervensystems.*

A. Ecker. *Icones physiologicae. Leipzig 1851—1859.*

A. Ecker und **R. Wiedersheim.** *Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864 bis 1882.*

P. Eisler. *Der Plexus lumbosacralis des Menschen. Abhdlg. d. naturf. Ges. zu Halle. Bd. XVII. 1892.*

J. G. Fischer. *Die Gehirnnerven der Saurier. Hamburg 1852.*

— —. *Amphibiorum nudorum neurologiae specimen primum. Berlin 1843. (Müll. Arch. 1844.)*

— —. *Anatomische Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1854.*

S. Freud. *Ueber Spinalganglien und Rückenmark des Petromyzon. Wiener Sitz.-Ber., Bd. 78, III. Abthl., Juliheft 1878.*

A. Froriep. *Ueber ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Arch. f. Anat. und Phys. 1882.*

— —. *Ueber Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmuskulatur. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1885, anatom. Abtheilung.*

— —. *Ueber das Homologon der Chorda tympani bei niederen Wirbelthieren. Anatom. Anz. II. Jahrg. 1887.*

M. Fürbringer. *(Vergl. die bei der Myologie aufgeführten Schriften dieses Autors).*

— —. *Zur Lehre von den Umbildungen des Nervenplexus. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.*

H. Gadow. *(Vgl. die bei der Myologie aufgeführten Schriften dieses Autors.)*

W. H. Gaskell. *The structure, distribution and function of the nerves which innervate the visceral and vascular system. Journ. of Physiology. Vol. VII. 1886.*

— —. *On the Relation between the Structure, Function and Distribution of the Cranial Nerves. Prelim. Commun. Proc. of the Royal Soc. Vol. 43. London 1888.*

— —. *On the relation between the structure, function, distribution and origin of the cranial nerves, together with a theory of the origin of the nervous system of vertebrata. Journ. of Physiology, Vol. X. No. 3.*

C. Gegenbaur. *Ueber die Kopfnerven von Hexanchus etc. Jenaische Zeitschr. Bd. VI.*

— —. *Unters. z. vergl. Anatomie der Wirbelthiere. III. Heft. Das Kopfskelet der Selachier. Leipzig 1872.*

A. Götte. *Entw.-Geschichte der Unke. Leipzig 1875.*

N. Goronowitsch. (*Vergl. die Literatur über das Fischgehirn.*)

Hatschek. (*Vergl. dessen beim Kopfskelet aufgeführte Arbeit über die Metamerie des Amphioxus etc.*)

W. His (*junior*). *Ueber die Entwicklung des Sympathicus bei Wirbelthieren, mit besonderer Berücksichtigung der Herzganglien. Verhdl. d. Anat. Gesellsch. auf der VI. Versammlung in Wien. 1892.*

— —. *Ueber die Anfänge des peripheren Nervensystems. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1879.*

— —. *Die Entwicklung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Uebersichtliche Darstellung. Eine kritische Studie. Arch. f. Anat. und Physiol. 1888.*

H. v. Jhering. *Das periphere Nervensystem der Wirbelthiere etc. Leipzig 1878.*

A. Johnson and L. Sheldon. *On the development of the Cranial Nerves in the Newt. Proc. Roy. Soc. London 1886.*

Ch. Julin. *Le système nerveux grand sympathique de l'Ammocoetes (Petromyzon Planeri). Anat. Anzeig. II. Jahrg. 1887.*

— —. *De la valeur morphologique du nerf latéral du Petromyzon. Bull. Acad. Royale de Belgique. Tome XII. 1887.*

M. Iversen. *Bemerkungen über die dorsalen Wurzeln des Nervus hypoglossus. Ber. d. naturforsch. Gesellschaft zu Freiburg i. B. Bd. II, Heft 1. 1886.*

A. Key und G. Retzius. *Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. I, II, 1. Stockholm 1875 und 1876.*

W. Krause. *Ueber die Doppelnatur des Ganglion ciliare. Morphol. Jahrb. Bd. VII. 1881.*

C. v. Kupffer. *Ueber die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Sitz.-Ber. der K. Bayer. Acad. der Wissensch. München 1888.*

— —. *Die Entwicklung der Kopfnerven der Vertebraten. Referat. Verhdlg. d. Anat. Gesellsch. auf der V. Versammlung in München, vom 18.—20. Mai 1891.*

M. v. Lenhossék. *Unters. über die Spinalganglien des Frosches. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1886.*

A. Milnes-Marshall. *On the early stages of the development of the nerves in Birds. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XI.*

— —. *The development of the cranial nerves in the Chick. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XVIII.*

— —. *The morphology of the vertebrate olfactory organ. Ebendaselbst. Vol. XIX.*

— —. *On the head-cavities and associated nerves in Elasmobranchs. Ebendaselbst. Vol. XXI.*

— —. *The segmental value of the cranial nerves. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XVI.*

A. Milnes-Marshall and B. Spencer. *Observ. on the cranial Nerves of Scyllium. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XXI.*

J. Müller. *Vergl. Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1834.*

— —. *Ueber Bau und Grenzen der Ganoiden. Abhdlg. der Berliner Akademie. 1834.*

A. Onodi. *Ueber die Entwicklung des sympath. Nervensystems. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XXVI. 1885—86.*

— —. *Neurologische Untersuchungen an Selachiern. Internat. Monatsschrift für Anat. und Hist. Bd. III. 1886.*

Ph. Owsiannikow. *Ueber das sympathische Nervensystem der Flussneunaugen etc. Bull. de l'Académie impériale des Sciences de St. Petersbourg. T. XI. 1883.*

J. von Plessen und J. Rabinovicz. *Die Kopfnerven von Salamandra maculata im vorgerückten Embryonalstadium. München (Verlag von J. F. Lehmann) 1891.*

K. Rabl. *Ueber das Gebiet des Nervus facialis. Anat. Anz. Jahrg. II. 1887.*

W. B. Ransom and D'Arcy, W. Thompson. *On the Spinal and Visceral Nerves of Cyclostomata. Zool. Anz. IX. Jahrg. 1886.*

J. V. Rohon. *Ueber den Ursprung des Nervus acusticus bei Petromyzonten. Sitz.-Ber. d. Kaiserl. Acad. d. Wissensch. LXXXV. Bd. 4. u. 5. Heft. Wien 1882.*

M. Sagemehl. *Unters. über die Entwicklung der Spinalnerven. Inaug.-Diss. Dorpat 1882.*

H. Schneider. *Ueber die Augenmuskelnerven der Ganoiden. Jenaische Zeitschr. Bd. XV.*

G. Schwalbe. *Das Ganglion oculomotorii. Jenaische Zeitschr. Bd. VIII.*

B. Solger. *Zur Anatomie der Faulthiere. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.*

Ch. S. Sherrington. *Notes on the arrangement of some motor fibres in the lumbo-sacral plexus. Journ. of Physiology. Vol. XIII. No. 6. 1892.*

H. Stannius. *Das periphere Nervensystem der Fische. Rostock 1849.*

— —. *Handbuch der Zootomie. I. Fische. 1854.*

H. Strasser. *Alte und neue Probleme der entwicklungsgeschichtlichen Forschung auf dem Gebiete des Nervensystems. In: Ergebnisse der Anatomie und Entw.-Geschichte. Herausgeg. von Fr. Merkel und R. Bonnet. I. Bd. Das Jahr 1891.*

A. de Watteville. *A Description of the cerebral and spinal nerves of Rana esculenta. Journ. of Anat. and Phys. Vol. IX.*

Ch. Westling. *Beitr. z. Kenntn. des periph. Nervensystems. Abh. d. K. Schwed. Vet. Acad. Bd. IX No. 8. (Behandelt Pithecus satyrus und Ornithorhynchus parad.)*

R. Wiedersheim. *Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.*

— —. *Das Gehirn von Ammocoetes und Petromyzon Plan. mit bes. Berücksichtigung der spinalartigen Hirnnerven. Morphol. Stud. I.*

J. W. van Wijhe. *Ueber das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. V, 3.*

— —. *Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes Verhdl. der K. Acad. der Wissensch. zu Amsterdam 1882.*

— —. *Ueber Somiten und Nerven im Kopfe von Vögel- und Reptilien-Embryonen. Zoolog. Anz. Bd. IX. 1886.*

G. Sinnesorgane.

Hautsinn und Geschmacksinn.

H. Ayers. *On the structure and development of the nasal rays in Condylura cristata. Biol. Centralblatt. Bd. IV. 1885.*

J. Beard. *On the Segmental Sense organs of the lateral line, and the Morphology of the Vertebrate Auditory Organ. Zool. Anz. VII. Jahrg. No. 161 u. 162. — 1884.*

— —. *On the cranial Ganglia and segmental sense organs of fishes. Zool. Anz. VIII. Jahrg. 1885.*

— —. *The System of branchial Sense Organs and their associated Ganglia in Ichthyopsida. A contribution to the ancestral history of Vertebrates. Quart. Journ. of Microscop. Science 1885.*

J. Blaue. *Untersuch. über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien, namentl. über Endknospen als Endapparate des Nerv. olfactorius. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1884.*

F. Boll. *Die Lorenzi'schen Ampullen der Selachier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV. 1868.*

— —. *Die Savi'schen Bläschen von Torpedo. Arch. f. Anat. und Phys. 1875.*

J. Brock. *Ueber Terminalkörperchen-ähnliche Organe in der Haut von Knochenfischen. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Phys. Bd. IV. 1887.*

J. Carrière. *Kurze Mittheilungen zur Kenntniss der Herbst'schen und Grandry'schen Körperchen in dem Schnabel der Ente. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI. 1882.*

O. Cartier. *Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. Verhdl. der phys.-medizin. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. Bd. III. 1872. 1. Vorläufige Mittheilung p. 235. 2. I. Epidermis der Geckotiden p. 282. N. F. Bd. V. 1873. 3. Abth.*

A. Coggi. *Le Vesicole di Savi e gli organi della linea laterale nelle Torpedini. R. Accad. dei Lincei, vol. VII, 2º Semestre 1891.*

— —. *Sullo Sviluppo delle Ampolle di Lorenzini. Ebendaselbst.*

A. Dostoiewsky. *Ueber den Bau der Grandry'schen Körperchen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1886.*

C. J. Eberth. *Untersuchungen zur normalen und pathologischen Anatomie der Froschhaut. Leipzig 1869.*

C. J. Eberth und R. Bunge. *Die Endigungen der Nerven in der Haut des Frosches. Anat. Hefte, herausg. v. Merkel und Bonnet. I. Abth. V. Heft. 1892.*

Th. Eimer. *Die Schnauze des Maulwurfs als Tastwerkzeug. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VII. 1871.*

— —. *Ueber die Nervenendigungen in der Haut der Kuhzitze. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII. 1872.*

H. Eisig. *Die Seitenorgane und becherförmigen Organe der Capitelliden. Mittheilg. d. zool. Stat. z. Neapel. Bd. 1.*

C. Emery. *Fierasfer. Studi intorno alla sistematica, l'anatomia e la biologia delle specie mediterranee di questo genere. Reale Accad. dei Lincei anno CCLXXVII (1879—80).*

W. Engelmann. *Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Bd. II. 1872. Artikel: Geschmacksorgane.*

J. C. Ewart and **J. C. Mitchell.** *Lateral Sense Organs of Elasmobranchs. 1) The Sensory Canals of Laemargus. 2) The Sensory Canals of the common Skate. Royal Soc. of Edinburgh. Vol. XXXVII. Part. I. 1892.*

Ludwig Ferdinand, Prinz von Bayern. *Ueber Endorgane der sensiblen Nerven in der Zunge der Spechte. Sitz.-Ber. d. K. bayer. Acad. d. Wissensch. 1884. Heft. 1.*

G. Fritsch. *Die äussere Haut und die Seitenorgane des Zitterwelses (Malopterurus electricus). Sitz.-Ber. d. K. Acad. d. Wissensch. zu Berlin. XXII. 1886.*

— —. *Ueber den Angelapparat von Lophius piscatorius. Ebendaselbst. 1884.*

— —. *Die elektrischen Fische, I und II. Leipzig 1887 und 1890.*

S. Garman. *On the lateral Canal System of the Selachia and Holocephala. Bull. Mus. Comp. Zoölogy at Harvard College. Vol. XVII. No. 2. 1888.*

Gmelin. *Zur Morphologie der Papilla vallata und foliata. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XL. 1892.*

A. Götte. *Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.*

M. Gottschau. *Ueber Geschmacksorgane der Wirbelthiere. Biol. Centralblatt. Bd. II. 1882.*

Grandry. *Sur les corpuscules de Pacini. Journ. de l'anatomie et de la physiologie norm. et path. Vol. VI. 1869.*

F. Guitel. *Rech. sur la ligne latérale du Lophius piscatorius. Arch. de Zoologie expériment. et générale. 2. Sér. Vol. IX. 1891.*

— —. *Sur les boutons nerveux bucco-pharyngiens de Baudroie. (Lophius piscat.) Ebendaselbst.*

F. Hermann. *Studien über den feineren Bau des Geschmacksorganes. Sitz.-Ber. d. K. Bayer. Acad. Math.-physik. Cl. 1888.*

Fr. Hesse. *Ueber die Tastkugeln des Entenschnabels. Arch. f. Anat. u. Phys. 1882.*

C. K. Hoffmann. *Zur Ontogenie der Knochenfische. Archiv f. mikr. Anatomie 1883. Bd. XXIII.*

M. Holl. *Zur Anatomie der Mundhöhle von Rana temporaria. Sitz.-Ber. d. Kais. Acad. d. Wissensch. Bd. XCV. III. Abthlg. Wien 1887. (Enthält zugleich die Literatur über die Geschmacksorgane der Vertebraten.)*

Jobert. *Études d'anatomie comparée sur les organes du toucher chez divers mammifères, oiseaux, poissons et insectes. Annales des Sciences naturelles. Sér. V Tom. 16. 1872.*

A. Key. *Ueber die Endigungsweise der Geschmacksnerven in der Zunge des Frosches. Arch. f. Anat. und Physiol. 1861.*

A. Key und **G. Retzius.** *Studien in der Anatomie des Nervensystems. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873.*

A. Kölliker. *Stiftchenzellen in der Epidermis von Froschlarven. Zool. Anz. VIII. Jahrg. 1885.*

— —. *Histologische Studien an Batrachierlarven. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLIII. Bd. 1886. (Letztgenannte Arbeit enthält auch werthvolle Mittheilungen über die Genese und den Bau der Nervenfaser.)*

A. Kollmann. *Der Tastapparat der Hand der menschlichen Rassen und der Affen in seiner Entwicklung und Gliederung. Hamburg u. Leipzig 1883.*

W. Krause. *Die Nervenendigungen innerhalb der terminalen Körperchen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIX. 1881.*

P. Langerhans. *Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Ber. der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B. 1875.*

— —. *Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1875.*

— —. *Ueber die Haut der Larve von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873.*

P. Langerhans. *Ueber Tastkörperchen und Rete Malpighii. Ebendaselbst.*

— —. *Ueber die Nerven d. menschl. Haut. Arch. f. pathol. Anat. Bd. 44. 1868.*

F. Leydig. *Ueber die Schleimcanäle der Knochenfische. Müller's Archiv 1850. Vorläufige Notiz: Froriep's Tagesberichte, April 1850.*

— —. *Ueber die äussere Haut einiger Süsswasserfische. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. III. 1851.*

— —. *Zur Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa. Arch. f. Anat. und Physiol. 1851.*

— —. *Beiträge zur mikr. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.*

— —. *Einige histologische Beobachtungen über den Schlammpeitzger (Cobitis fossilis). Arch. f. Anat. und Physiol. 1853.*

— —. *Anat.-histol. Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.*

— —. *Hist. von Polypterus bichir. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. V.*

— —. *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857.*

— —. *Ueber Organe eines sechsten Sinnes. Zugleich als Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues der Haut bei Amphibien und Reptilien. Nova acta Acad. Caes. Leopold. Carol. germ. nat. curios. Bd. 34. 1868.*

— —. *Ueber Tastkörperchen und Muskelstructur. Arch. f. Anat. und Physiol. 1856.*

— —. *Ueber die Molche der württemb. Fauna. Arch. f. Naturgesch. Bd. XXXIII. 1867.*

— —. *Ueber die allg. Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.*

— —. *Ueber die Schwanzflosse, Tastkörperchen und Endorgane der Nerven bei Batrachiern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.*

— —. *Die Hautdecke und die Hautsinnesorgane der Urodelen. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.*

— —. *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.*

— —. *Zur Kenntniss der Sinnesorgane der Schlangen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII. 1872.*

— —. *Ueber die äusseren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien. I. Die Haut einheimischer Ophidier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873.*

— —. *Ueber die Vater-Pacini'schen Körperchen der Taube. Zeitschrift f. wiss. Zoologie. Bd. V. 1854.*

— —. *Ueber den Bau, insbesondere die Vater'schen Körperchen des Schnabels der Schnepfe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV. 1868.*

— —. *Studien über die äussere Bedeckung der Säugethiere. Arch. f. Anat. und Physiol. 1859.*

M. Malbranc. *Bemerkung betreffend die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Amphibien. Centralbl. f. d. med. Wissensch. Nr. 1. 1875.*

— —. *Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXVI. 1875.*

F. Maurer. *Haut-Sinnesorgane, Feder- und Haaranlagen und deren gegenseitige Beziehungen. Ein Beitrag zur Phylogenie der Säugethiere. Morphol. Jahrb. XVIII. Bd. 1892.*

S. Mayer. *Beitr. zur Lehre vom Bau der Sinneshaare. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890.*

Fr. Merkel. *Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut. Göttinger Nachr. No. 5. 1875.*

— —. *Tastzellen und Tastkörperchen bei den Hausthieren und beim Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. 1875.*

— —. *Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere. Rostock 1880. Enthält zugleich ein ausführl. Literaturverz.*

—. *Die Tastzellen der Ente. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. 1878.*

P. Mitrophanow. *Zur Entwicklungsgeschichte und Innervation der Nervenhügel der Urodelenlarven. Biol. Centralbl. VII. Bd. 1887.*

H. Müller. *Der nervöse Follikelapparat der Zitterrochen und die sogen. Schleimcanäle der Knorpelfische. Verhdlg. der Phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. Bd. II. 1852.*

W. Pfitzner. *Nervenendigungen im Epithel. Morph. Jahrb. Bd. VII. 1881.*

E. Phelps Allis. *The Anatomy and Development of the Lateral Line System in Amia Calva. Journ. of Morphology. Vol. II. 1889. Boston.*

H. B. Pollard. *The Lateral Line System in Siluroids. Zoolog. Jahrb. V. Bd.* 1892.

Rauber. *Neue Fundstellen Vater Pacini'scher Körperchen am Menschen und Säugethier. Zool. Anz. Bd. III No. 72.* 1880.

— —. *Vater'sche Körperchen der Bänder und Periostnerven. Neustadt a. H.* 1865.

— —. *Untersuchungen über das Vorkommen und die Bedeutung der Vater'schen Körperchen. München* 1867.

P. und F. Sarasin. *Einige Punkte aus der Entwicklungsgeschichte von Ichthyophis glutinosus (Epicrium gl.). Zool. Anz. X. Jahrg. 1887. (Handelt unter Anderem von Nervenhügeln und „Nebenohren". Vergl. das in der Literatur der Monographieen aufgeführte Hauptwerk dieser Autoren.)*

M. Schultze. *Die kolbenförmigen Gebilde in der Haut von Petromyzon etc. Arch. für Anat. und Physiol.* 1861.

F. E. Schulze. *Ueber die becherförmigen Organe der Fische. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XII.* 1863.

— —. *Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. III.* 1867.

— —. *Ueber die Nervenendigung in den sog. Schleimcanälen der Fische und über entsprechende Organe der durch Kiemen athmenden Amphibien. Arch. f. Anat. und Physiol.* 1861.

— —. *Ueber die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VI.* 1870.

— —. *Die Geschmacksorgane der Froschlarven. Ebendaselbst.*

G. Schwalbe. *Ueber das Epithel der Papillae vallatae. Arch. f. mikr. Anat. Bd. III.* 1867.

— —. *Ueber die Geschmacksorgane der Säugethiere und des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV.* 1868.

— —. *Zur Kenntniss der Papillae fungiformes der Säugethiere. Centralblatt f. d. medicin. Wissensch.* 1868.

— —. *Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Zugleich des zweiten Bandes 3. Abth. von Hoffmann's Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Erlangen 1883. Enthält zugleich ein ausführl. Literaturverzeichniss.*

C. Semper. *Das Urogenitalsystem der Selachier. Arbeiten aus dem zool.-zootom. Institut zu Würzburg. Bd. II.*

B. Solger. *Zur Kenntniss der Seitenorgane der Knochenfische. Centralblatt f. d. medicin. Wissensch. 1877. No. 37 und 45.*

— —. *Neue Unters. zur Anatomie der Seitenorgane der Fische.*
I. *Die Seitenorgane von Chimaera.*
II. „ „ *der Selachier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII.*
III. *Die Seitenorgane der Knochenfische (berührt auch die Dipnoër und Ganoiden). Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII und XVIII.*

— —. *Ueber den feineren Bau der Seitenorgane der Fische. Sitzungsbericht der naturf. Gesellsch. z. Halle. Sitzung vom 27. Novbr.* 1880.

Riechorgan.

Babuchin. *Das Geruchsorgan. In Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. II. Bd.* 1872.

C. Balogh. *Ueber das Jakobson'sche Organ des Schafes. Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. in Wien. Bd. 42,* 1860.

J. Beard. *(Vergl. das Literatur-Verzeichniss über die Hautsinnesorgane.)*

— —. *The nose and Jakobson's Organ. Zoolog. Jahrb. (Abthlg. f. Anat. u. Ontog.) III. Bd.* 1889.

J. Blaue. *Ueber den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien. Zool. Anz. No. 127.* 1882.

— —. *Untersuch. üb. d. Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien, namentlich üb. Endknospen als Endapparate des Nerv. olfactorius. Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1884.

G. Born. *Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. II,* 1876.

G. Born. *Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. V, 1879 und Bd. VIII, 1882. Drei Abhandlungen.*

A. v. Brunn. *Die Membrana limitans olfactoria. Medic. Centralbl. 1874. No. 45.*

— —. *Unters. über das Riechepithel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI, 1875.*

— —. *Weitere Unters. über das Riechepithel und sein Verhalten zum Nervus olfactorius. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII, 1879.*

— —. *Die Endigung der Olfactoriusfasern im Jakobson'schen Organe des Schafes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIX. 1892.*

A. Dogiel. *Ueber die Drüsen der Regio olfactoria. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1885.*

— —. *Ueber die Drüsen der Regio olfactoria. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1886.*

— —. *Ueber den Bau des Geruchsorgans bei Fischen und Amphibien. Biol. Centralblatt. Bd. V. 1886.*

— —. *Ueber den Bau des Geruchsorgans bei Ganoiden, Knochenfischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887.*

E. Dursy. *Zur Entw.-Geschichte d. Kopfes. Tübingen 1869.*

S. Exner. *Untersuchungen über die Riechschleimhaut des Frosches. Sitzungsber. der Wiener Akademie. Bd. 63. I. Abthl. Januar 1870.*

— —. *Weitere Studien in derselben Schrift. Bd. 65. III. Abthl. Januar 1872 u. Bd. 76. III. Abthl. October. 1877.*

R. Fleischer. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Jakobson'schen Organs und zur Anatomie der Nase. Sitzungsber. der physik.-med. Societät zu Erlangen. 1877.*

E. Gaupp. *Anatom. Untersuch. über die Nervenversorgung der Mund- und Nasenhöhlendrüsen der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. XIV. 1888.*

C. Gegenbaur. *Ueber die Nasenmuscheln der Vögel. Jen. Zeitschrift. Bd. VII. 1873.*

— —. *Ein Fall von mangelhafter Ausbildung der Nasenmuscheln. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.*

— —. *Ueber das Rudiment einer septalen Nasendrüse beim Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. XI. 1885.*

Gratiolet. *Recherches sur l'organe de Jacobson. Paris 1845.*

O. Grimm. *Ueber das Geruchsorgan der Störe. Göttinger Nachrichten. 1872.*

— —. *Ueber die Nervenendigung im Geruchsorgane der Störe. Arb. der St. Petersburger Gesellsch. der Naturf. Bd. IV. 1873.*

J. Henle. *Handbuch der system. Anatomie. Bd. II. Eingeweidelehre. 2. Aufl. 1875.*

P. Herzfeld. *Ueber das Jakobson'sche Organ des Menschen und der Säugethiere. Zoolog. Jahrb. (Abthl. f. Anat. und Ontog. der Thiere) Bd. III. (Enthält eine umfassende Literatur-Uebersicht.)*

F. Hochstetter. *Ueber die Bildung der inneren Nasengänge oder primitiven Choanen. Verhandl. d. anatom. Gesellsch. auf d. V. Versammlung zu München, v. 18.—20. Mai 1891.*

C. K. Hoffmann. *Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1883.*

C. Kangro. *Ueber Entwicklung und Bau der Steno'schen Nasendrüse der Säugethiere. Inaug.-Dissert. Dorpat 1884.*

E. Klein. *The glands of the nasal cavity of the guinea-pig. Quart. journ. of micr. scienc. Vol. XX. 1880.*

— —. *The organ of Jacobson in the Rabbit. Ebendaselbst, 1881.*

— —. *Contributions to the minute anatomy of the nasal mucous membrane. Ebendaselbst, 1881.*

— —. *A further communication to the minute anatomy of the Organ of Jakobson of the guinea-pig. Ebendaselbst.*

A. Kölliker. *Ueber die Jakobson'schen Organe des Menschen. Gratul.-Schrift der Würzburger med. Facultät f. Rinecker. 1877.*

— —. *Zur Entwicklung des Auges und Geruchsorganes menschl. Embryonen. Gratul.-Schrift an die Universität Zürich 1883.*

H. Leboucq. *Le canal naso-palatin chez l'homme. Arch. de biologie. Vol. II. 1881.*

E. Legal. *Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. VIII. 1882.*

M. von Lenhossék. *Die Nervenursprünge und -Endigungen im Jakobson'schen Organ des Kaninchens. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.*

F. Leydig. *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.*

J. Madrid-Moreno. *Ueber die morphologische Bedeutung der Endknospen in der Riechschleimhaut der Knochenfische. Bericht von C. Emery. Biolog. Centralbl. Bd. VI. 1886.*

A. M. Marshall. *Morphology of the Vertebrate Olfactory Organ. Quart. Journ. of micr. Science. Vol. XIX. 1879.*

Fr. Merkel. *Ueber das Jakobson'sche Organ des Menschen und die Papilla palatina. Festschrift zum 50jährig. medic. Doctor-Jubiläum Kölliker's. Wiesbaden 1892.*

H. Meyer. *Lehrb. der Anatomie. 3. Aufl. 1873.*

W. N. Parker. *„Exhibition of and remarks upon some young specimens of Echidna aculeata" at Brit. Assoc. Meeting. Aug. 1891. See Summary on „Nature" 1891. pag. 483.*

E. Paulsen. *Ueber die Drüsen der Nasenschleimhaut, besonders der Bowman'schen Drüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI. 1885.*

S. Pereslawcewa. *Ueber die Structur und die Form des Geruchsorgans bei den Fischen. Arb. d. St. Petersb. Gesellsch. der Naturf. Bd. IX.*

G. P. Piana. *Contribuzioni alla conoscenza della struttura e della funzione dell'organo di Jakobson, Bologna 1880. Ref. i. d. Deutsch. Zeitschr. f. Thiermedicin, Bd. 7, 1882. pag. 325.*

G. Retzius. *Das Riechepithel der Cyclostomen. Arch. f. Anat. und Physiol. 1880.*

P. und F. Sarasin. *Ergebnisse naturwissensch. Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884—86. II. Bd. IV. Heft. Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle Ichthyophis glutinosus. Wiesbaden 1890.*

M. Schultze. *Ueber die Endigungsweise der Geruchsnerven und die Epithelialgebilde der Nasenschleimhaut. Monatsber. der Berliner Academie, November 1856.*

— —. *Unters. über den Bau der Nasenschleimhaut, namentlich die Structur und Endigungsweise der Geruchsnerven bei dem Menschen und den Wirbelthieren. Abhdl. der naturf. Gesellsch. zu Halle, VII. 1862.*

—. *Das Epithelium der Riechschleimhaut des Menschen. Medic. Centralblatt No. 25. 1864.*

G. Schwalbe. *Ueber die Nasenmuscheln des Säugethiere u. der Menschen. Sitzungsber. d. physik. öconom. Gesellsch. zu Königsberg. XXIII. 1882.*

— —. *Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Zugleich des 2. Bandes dritte Abtheilung von Hoffmann's Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Erlangen 1883 und 1887.*

F. Schwink. *(Vergl. die beim Kopfskelet aufgeführte Arbeit dieses Autors.)*

O. Seydel. *Ueber die Nasenhöhle der höheren Säugethiere und des Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. 1891. (Vergl. in der Gehirnlit. auch die Arbeit von B. Burckhardt.)*

C. Ph. Sluiter. *Das Jakobson'sche Organ von „Crocodilus porosus". Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.*

B. Solger. *Beitr. z. Kenntniss der Nasenwandung, und besonders der Nasenmuscheln der Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. I. 1876.*

J. Symington. *On the Nose, the Organ of Jakobson, and the Dumbbell-shaped Bone in the Ornithorhynchus. Proc. Zool. Soc. of London 1891.*

— —. *On the Organ of Jakobson in the Kangaroo and Rock Wallaby (Makropus giganteus and Petrogale penicillata. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXVI. 1891.*

R. Wiedersheim. *Das Kopfskelet der Urodelen. Morphol. Jahrb. Bd. III. 1877.*

— —. *Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.*

— —. *Die Stammesentwicklung des Jakobson'schen Organs. Tageblatt der 54. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Salzburg. 1881.*

— —. *Das Geruchsorgan der Tetrodonten nebst Bemerkungen über die Hautmuskulatur derselben. Festschrift zum 70. Geburtstag A. v. Kölliker's. Leipzig 1887. Im Auszug im Anat. Anz. II. Jahrg. 1877.*

J. W. van Wijhe. *Ueber die Kopfsegmente und die Phylogenie des Geruchsorganes der Wirbelthiere. Zool. Anz. Bd. IX. 1886.*

H. Harris Wilder. *A Contribution of the Anatomy of Siren lacertina. Zoolog. Jahrb. IV. Bd. 1891.*

— —. *Die Nasengegend von Menopoma Alleghaniense und Amphiuma tridactylum. Nebst*

Bemerkungen über die Morphologie des Nervus ophthalmicus profundus trigemini. Ebendaselbst. V. Bd. 1892.

R. Ramsay Wright. *On the Organ of Jacobson in Ophidia. Zool. Anz. VI. Jahrgang. 1883. No. 144.*

E. Zuckerkandl. *Normale und pathologische Anatomie der Nasenhöhle. Wien 1882.*

— —. *Das periphere Geruchsorgan der Säugethiere. Stuttgart 1887.*

— —. *Ueber das Riechcentrum. Stuttgart 1877.*

— —. *Die Entwicklung des Siebbeines. Verhdl. d. Anat. Gesellsch. auf d. VI. Versammlg. zu Wien 1892.*

Sehorgan.

Ch. Aeby. *Der Canalis Petiti und die Zonula Zinnii beim Menschen und bei Wirbelthieren. Gräfe's Arch. f. Ophthalmologie. XXVIII. 1.*

J. Arnold. *Beiträge zur Entw.-Geschichte des Auges. Heidelberg 1874.*

Babuchin. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges.*

E. Béraneck. *L'œil primitif des Vertébrés. Arch. des sciences physiques et naturelles. Tome XXIV. 1890.*

E. Berger. *Beiträge zur Anatomie des Sehorganes der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. VIII. 1882.*

F. Boll. *Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Arch. f. Anat. und Physiol. 1877. Physiol. Abth.*

W. Canfield. *Vergl. anatom. Studien über den Accommodationsapparat des Vogelauges. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVIII. 1886.*

J. Carrière. *Die Sehorgane der Thiere, vergl. anatomisch dargestellt. München 1855. (Behandelt auch die Wirbellosen.)*

G. Denissenko. *Einiges über den Bau der Netzhaut des Aales. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI. 1882.*

A. Dogiel. *Die Retina der Ganoiden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII. 1883.*

— —. *Ueber das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden, Reptilien, Vögel und Säugethiere. Anat. Anz. III. Jahrg. 1888.*

A. Dohrn. *Stud. zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mittheil. der Zool. Station zu Neapel. VI. Bd. 1885.*

Th. W. Engelmann. *Ueber Bewegungen der Zapfen und Pigmentzellen der Netzhaut unter dem Einfluss des Lichtes und des Nervensystems. Comptes rendus der VIII. Sitzung des internationalen medicinisch. Congresses. Kopenhagen 1884.*

E. Ficalbi. *Osserv. sull' Apparecchio palpebrale dei Serpenti e de Gechidi. Atti d. Soc. Toscana di Scienze naturali. Vol. IX. Pisa 1888.*

A. E. Fick. *Ueber die Ursachen der Pigmentwanderungen in der Netzhaut. Vierteljahrsschrift d. naturforsch. Gesellsch. in Zürich. XXXV. Jahrg. Heft 1. 1890.*

C. Giacomini. *Annotazioni sulla Anatomia del Negro (Esistenza della ghiandola d'Harder in un Boschimane. Duplicità della cartilagine della Plica semilunaris etc.). Atti della R. Accademia delle Scienze di Torino. Vol. XXII. 1887.*

V. Graber. *Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Thiere. Leipzig 1884.*

H. de Graaf *(vergl. das Centralnervensystem [Epiphyse]).*

C. Heinemann. *Beiträge zur Anatomie der Retina. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.*

B. Hoffmann. *Die Thränenwege der Vögel und Reptilien. Zeitschr. f. Naturwissenschaften. 1882.*

C. K. Hoffmann. *Ueber den Bau der Retina bei Amphibien und Reptilien. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. III. Heft 1.*

— —. *Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23. 1883.*

L. Kessler. *Zur Entwicklung des Auges. Leipzig 1877.*

C. Kohl. *Einige Notizen über das Auge von Talpa europaea und Proteus anguineus. Zool. Anz. Jahrg. XII. 1889.*

— —. *Rudimentäre Wirbelthieraugen I. Theil. In „Bibliotheca zoologica" herausg. von R. Leuckart und C. Chun. Heft 13. Cassel 1892. (Enthält auch ein ausführliches Literatur-Verzeichniss.)*

P. Langerhans. *Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Verhandl. d. naturf. Gesellschaft zu Freiburg i/B. 1875.*

R. Leuckart. *Organologie des Auges. In: A. Graefe und Th. Saemisch, Handbuch der gesammten Augenheilkunde. I. Band: Anatomie und Physiologie.*

Th. Leber. *Ernährungsverhältnisse des Auges. Ebendaselbst.*

F. Leydig. *Beiträge zur mikr. Anatomie und Entw.-Gesch. der Rochen und Haie. Leipzig 1859.*

N. Lieberkühn. *Beiträge zur Anatomie des embryonalen Auges. Arch. f. Anat. und Physiol. 1879.*

L. Löwe. *Beiträge zur Anatomie des Auges und die Histogenese der Retina. Arch. f. mikr. Anat. Vol. XV. 1878.*

N. Loewenthal. *Beitr. z. Kenntniss der Harder'schen Drüse bei den Säugethieren. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.*

A. Kölliker. *Handbuch der Gewebelehre. Leipzig 1867.*

— —. *Zur Entwickl. des Auges und Geruchsorgans menschlicher Embryonen. Gratul.-Schrift an die Universität Zürich. 1883.*

W. Krause. *Die Nervenendigung in der Retina. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.*

— —. *Die Retina der Fische. Internat. Monatsschrift für Anatomie und Histologie. Bd. III. 1886.*

— —. *Ueber die Retinazapfen der nächtl. Thiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIX. 1881.*

W. Kühne. *Verschied. Abhandl. über die Anatomie und Physiologie der Retina (Sehpurpur). Unters. aus d. physiol. Instit. zu Heidelberg.*

W. Manz. *Die Ganglienzellen der Froschnetzhaut. Zeitschr. f. rat. Medicin. Bd. XXVIII.*

— —. *Ueber den Mechanismus der Nickhautbewegung beim Frosche. Verhdl. der naturf. Gesellsch. zu Freiburg i/B. Bd. II.*

— —. *Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Accommodation des Fischauges. Inaug.-Dissert. Freiburg i/B. 1858.*

— —. *Entw.-Gesch. des menschl. Auges. In dem Handbuch d. gesammten Augenheilkunde von A. Graefe und Th. Saemisch. I. Bd.*

— —. *Ueber albinotische Menschenaugen. Arch. f. Ophthalm. XXIV.*

F. Merkel. *Makroskopische Anatomie des menschl. Auges. In: A. Graefe und Th. Saemisch, Handbuch der gesammten Augenheilkunde. I. Band: Anatomie und Physiologie.*

H. Miessner. *Die Drüsen des dritten Augenlids beim Schweine. Deutsche Zeitschr. f. Thiermedicin u. vergl. Pathologie. XVIII. Bd.*

V. v. Mihalcovics. *Untersuchungen über den Kamm des Vogelauges. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873.*

H. Müller's *gesammelte und hinterlassene Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges. Herausgegeb. von O. Becker. Leipzig 1872.*

W. Müller. *Ueber die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere. Festgabe von C. Ludwig. Leipzig 1874.*

O. Nüsslin. *Zur Kritik des Amphioxusauges. Inaug.-Diss. Tübingen 1877.*

A. Peters. *Beitr. zur Kenntniss der Harder'schen Drüse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1890.*

G. Piersol. *Beitr. zur Histologie der Harder'schen Drüsen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887.*

A. Pilliet und F. Bignon. *Sur la glande lacrymale d'une tortue géante (Chelone viridis). Bulletin de la Société zoolog. de France. 1855. 1er partie.*

E. Sardemann. *Die Thränendrüse. Preisschr. Freiburg i/B. 1884. Ausz. im Zool. Anz. 1884.*

M. Schultze. *Die Retina. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871.*

— —. *Ueber die Retina der Neunaugen. Sitz.-Ber. der niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde. 6. Novbr. 1871.*

— —. *Ueber die Netzhaut des Störes. Ebendaselbst. 2. Decbr. 1872.*

Ueber weitere Aufsätze desselben Verfassers vgl. Bd. II, III, IV, V, VI u. VII des Arch. f. mikr. Anatomie.

O. Schultze. *Zur Entwicklungsgeschichte des Gefäss-Systems im Säugethier-Auge. Festschr. f. A. v. Kölliker. 1892.*

G. Schwalbe. *Mikrosk. Anatomie des Sehnerven, der Netzhaut und des Glaskörpers. In: A. Graefe und Th. Saemisch, Handbuch der gesammten Augenheilkunde. I. Bd.: Anatomie u. Physiologie.*

— —. *Untersuchungen über die Lymphbahnen des Auges. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VI. 1870.*

— —. *Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Zugleich des II. Bds. 3. Abtheilung von Hoffmann's Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Erlangen 1883 und 1887.*

H. Seiler. *Zur Entwicklung des Conjunctivalsackes. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1890.*

W. Baldwin Spencer. *Vgl. die Epiphysis cerebri der Reptilien. (Centralnervensystem.)*

E. Steinach. *Untersuch. zur vergleich. Physiologie der Iris. Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. XLVII. 1890 und Bd LII. 1892.*

H. Virchow. *Ueber Fischaugen. Verhdl. der phys.-medic. Gesellsch. zu Würzburg. 1881.*

— —. *Ueber die Gefässe im Auge und in der Umgebung des Auges beim Frosche. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV. 1882.*

— —. *Ueber die Form der Falten des Corpus ciliare bei Säugethieren. Morph. Jahrb. Bd. XI. 1885.*

— —. *Die physikal. Natur des Glaskörpergewebes, die morphol. Natur desselben, die Zonula Zinnii etc. Ber. der ophthalmolog. Gesellsch. zu Heidelberg. 1885.*

— —. *Mittheil. z. vergl. Anat. der Wirbelthieraugen. Ber. d. Versammlung deutscher Naturforscher u. Aerzte in Strassburg. 1885.*

— —. *Ueber die Augen der Selachier und die Verbindung derselben mit den Kopfgefässen. Verhdl. d. Physiolog. Gesellschaft zu Berlin. Jahrg. 1889/90.*

Th. Walzberg. *Ueber den Bau der Thränenwege der Haussäugethiere und des Menschen. Gekrönte Preisschrift. Rostock 1876. (Vergl. über die Thränenwege auch die beim Riechorgan aufgeführten Arbeiten v. G. Born.)*

M. Weber. *Ueber die Nebenorgane des Auges der Reptilien. Arch. für Naturgesch. 43. Jahrg. 1. Bd.*

R. Wiedersheim (und **A. Ecker**). *Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—82.*

W. Waldeyer. *Mikroskop. Anatomie der Cornea, Sclera, Lider und Conjunctiva. In: A. Graefe u. Th. Saemisch, Handbuch der gesammten Augenheilkunde. I. Bd.: Anatomie u. Physiologie.*

— —. *Anatomie microscopique (Traité complet d'ophthalmologie par L. de Wecker et E. Landolt). Paris 1883.*

Gehörorgan.

P. Albrecht. *Sur la valeur morphologique de l'articulation mandibulaire du cartilage de Meckel et des osselets de l'ouïe etc. Bruxelles 1883. 2. Aufl. Hamburg 1886.*

H. Ayers. *On the Origin of the Internal Ear and the Functions of the Semi-Circular Canals and Cochlea. Lake Laboratory, Milwaukee, Wis. 1890.*

— —. *Vertebrate Cephalogenesis. II. A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Ear, with a Reconsideration of its Functions. Journ. of Morphology. Vol. VI. 1892. (Enthält ein auf circa 300 Nummern sich belaufendes Literatur-Verzeichniss über das Gehörorgan der Wirbelthiere.)*

J. Beard. *Vgl. die Arbeiten dieses Autors im Literatur-Verzeichniss über die Hautsinnesorgane und das Centralnervensystem.*

E. van Beneden. *Rech. sur l'oreille moyenne des Crocodiliens etc. Arch. d. Biologie vol. III. 1882.*

A. Böttcher. *Die zahlreichen, das Gehörorgan behandelnden Aufsätze dieses Autors finden sich in Virchow's Arch., Bd. XVII. u. XIX, im medicin. Centralblatt vom Jahr 1868 u. 1870, im Archiv für Anatomie u. Physiologie vom Jahr 1869, in den Nova acta der kaiserl. Leop. Carol. Acad., Vol. XXXV und im Archiv für Ohrenheilkunde, Bd. VI, 1871.*

Breschet. *Recherches anat. et physiol. sur l'organe de l'ouïe de poissons. Paris 1838.*

A. Cisow. *Ueber das Gehörorgan der Ganoiden. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. XVIII. 1880.*

A. Coggi. *Ueber die sogen. Kalksäckchen an den Spinalganglien des Frosches und ihre Beziehungen zum Ductus endolymphaticus. Auszug im Anat. Anz. V. Jahrg. 1890. Die ausführliche Arbeit findet sich in den Schriften der Reale Accademia dei Lincei. Cl. Sc. fis. ecc. Ser. 4a. Vol. VI. 1889.*

Deiters. *Untersuchungen über die Lamina spiralis membranacea. Bonn 1860. Vergl. auch dessen andere Aufsätze in Virchow's Arch., Bd. XIX, und Müller's Archiv vom Jahre 1862.*

O. Eichler. *Anat. Untersuchungen üb. die Wege des Blutstromes im menschl. Ohrlabyrinth. Abhdlg. d. math.-physikal. Classe der Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. XVIII. 1892.*

Th. Engelmann. *Ueber die Function der Otolithen. Zool. Anz. X. Jahrg. 1887.*

Al. Fraser. *On the development of the ossicula auditus in the higher Mammalia with 5 Plates. Philos. Transact. Royal Soc. London 1882. Vol. 173. P. III.*

C. Hasse. *Die zahlreichen, über sämmtliche Hauptgruppen der Wirbelthiere sich erstreckenden Arbeiten dieses Autors finden sich theils in der Zeitschrift für wissensch. Zoologie (Bd. XVII u. XVIII), theils in den „Anatomischen Studien“, Leipzig 1870—73.*

H. Helmholtz. *Die Lehre von den Tonempfindungen. 4. Aufl. Braunschweig 1878.*

— —. *Die Mechanik der Gehörknöchelchen und des Trommelfells. Arch. f. die ges. Physiol. I. S. 1.*

W. Henke. *Der Mechanismus der Gehörknöchelchen. Zeitschr. f. rat. Medicin. 1868.*

J. Henle. *Handbuch der systemat. Anatomie. II. Bd. Eingeweidelehre. 2. Aufl. 1875.*

V. Hensen. *Zur Morphologie der Schnecke des Menschen und der Säugethiere. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XIII (vergl. auch Arch. f. Ohrenheilkunde, Bd. VI).*

— —. *Bemerkungen gegen die Cupula terminalis. Arch. f. Anat. u. Phys. 1878. (Vergl. auch: Nachtrag dazu. Ebendaselbst 1881.)*

— —. *Physiologie des Gehörs. In: Handbuch der Physiologie von L. Hermann. Abtheilung: Sinnesorgane, 2. Leipzig 1880. Vergl. auch andere, z. Th. die Wirbellosen betreffende Arbeiten dieses Autors (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIII, XVI).*

C. K. Hoffmann. *Die Beziehung der ersten Kiementasche zu der Anlage der Tuba Eustachii und des Cavum tympani. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1884.*

— —. *Over de Ontwikkelingsgeschiedenis van het Gehoororgaan en de Morphologische Betukenis van het Gehoorbeentje bij de Reptiliën. Verh. Kon. Akad. DL. LXXVIII. Amsterdam 1889.*

G. B. Howes. *The presence of a tympanum in the Genus Raja. Journ. of Anat. u. Phys. Vol. XVII.*

J. H. Huxley. *On the Representatives of the Malleus and the Incus of the Mammalia in the other Vertebrata. Proceed. Zool. Soc. London. 1869.*

J. Hyrtl. *Vergl. anat. Unters. über das innere Gehörorgan. Prag 1845.*

N. Kastschenko. *Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei Säugethieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXX. 1887.*

G. Killian. *Zur vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Ohrmuskeln. Anat. Anzeig. V. Jahrg. 1890.*

— —. *Die Ohrmuskeln des Krokodiles, nebst vorläuf. Bemerk. über die Homologie des Musculus stapedius und des Stapes. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. XXIV. Bd. N. F. XVII.*

R. Krause. *Entwicklungsgeschichte der häutigen Bogengänge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV, 1890.*

Kuhn. *Ueber das häutige Labyrinth der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.*

— —. *Ueber das häutige Labyrinth der Amphibien. Ebendaselbst, Bd. XVII. 1880.*

— —. *Ueber das häutige Labyrinth der Reptilien. Ebendaselbst, Bd. XX, 1882.*

G. Lang. *Das Gehörorgan der Cyprinoiden mit besonderer Berücksichtigung des Nerven-Endapparates. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIII, 1863.*

M. Lavdowsky. *Unters. über den acust. Endapparat der Säugethiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XIII. 1877.*

Fr. Merkel. *Handbuch d. topogr. Anatomie. Bd. I. III. Lieferung. Braunschweig 1890.*

P. Meyer. *Études histologiques sur le Labyrinthe membraneux chez les Reptiles et les oiseaux. Paris 1876.*

W. Moldenhauer. *Die Entw. des mittl. und äuss. Ohres. Morph. Jahrbuch, Bd. III, 1878.*

J. Nusbaum. *Ueber das anatom. Verhältniss zwischen dem Gehörorgan u. der Schwimmblase bei den Cyprinoiden. Zool. Anzeiger Nr. 95. 1881. (Vergl. auch das Literaturverzeichniss über die Schwimmblase.)*

J. Ranke. *Das acust. Organ im Ohr der Pterotrachea. Arch. für mikr. Anat. Bd. XII, und in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXV. Suppl.-Heft. (Vergl. auch C. Claus, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII, 1876.)*

G. Retzius. *Das Gehörlabyrinth der Knochenfische. Stockholm 1872.*

— —. *Zur Kenntniss von dem membranösen Gehörlabyrinth bei den Knorpelfischen. Arch. f. Anat. u. Physiol. II. u. III. Heft. 1878.*

— —. *Zur Kenntniss des innern Gehörorgans der Wirbelthiere. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1880.*

— —. *Das Gehörorgan der Wirbelthiere. I. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien. Stockholm, 1881. II. Das Gehörorgan der Reptilien, Vögel u. Säugethiere. Stockholm 1884.*

— —. *Ueber die peripherische Endigungsweise der Gehörnerven. Biolog. Untersuch., Stockholm 1881.*

— —. *Das membranöse Gehörorgan von Polypterus Bichir Geoffr. und Calamoichthys calabaricus J. A. Smith. Ebendaselbst pag. 61—66.*

N. G. Ridewood. *The Air-Bladder and Ear of British Clupeoid Fishes. Journ. of Anatomy and Physiology, Vol. XXVI.*

S. Rüdinger. *Ueber die Abflusskanäle der Endolymphe des inneren Ohres. Sitz.-Ber. d. math.-phys. Classe der Kgl. bayer. Akad. d. Wissensch. München 1887.*

— —. *Zur Anatomie und Entwicklung des inneren Ohres. Berlin 1888. Verlag der Expedition der „Allgem. medic. Centralzeitung."*

— —. *Zur Entwicklung der häutigen Bogengänge des inneren Ohres. Sitz.-Ber. d. math.-physik. Classe d. kgl. bayer. Akad. d. Wiss. 1888. Heft 3.*

M. Sagemehl. *Beiträge zur vergl. Anat. der Fische, III. Morph. Jahrbuch. Bd. X. 1884.*

W. Salensky. *Beiträge zur Entwickl.-Geschichte der knorpeligen Gehörknöchelchen bei Säugethieren. Morph. Jahrb. Bd. VI, 1880.*

P. und F. Sarasin. *Ergebnisse naturw. Forschungen auf Ceylon etc. II. Bd. IV. Heft. Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle Ichthyophis glutinosus. Wiesbaden 1890.*

F. E. Schulze. *Zur Kenntniss der Endigungsweise der Hörnerven bei Fischen und Amphibien. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1862.*

G. Schwalbe. *Lehrb. der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen 1887.*

— —. *Ein Beitrag zur Kenntniss der Circulationsverhältnisse in der Gehörschnecke. Festschrift zu Carl Ludwig's 70. Geburtstag. Leipzig 1886.*

— —. *Das Darwin'sche Spitzohr beim menschlichen Embryo. Anat. Anz. IV. Jahrg. 1889.*

— —. *Inwiefern ist die menschl. Ohrmuschel ein rudimentäres Organ? Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1889.*

— —. *Ueber den Gehörgangwulst der Vögel. Arch. f. Anat. und Physiol. Jahrg. 1890.*

— —. *Beitr. zur Anthropologie des Ohres. „Internat. Beiträge zur wissensch. Medicin". Festschrift, Rudolf Virchow gewidmet zur Vollendung seines 70. Lebensjahres. Bd. I. 1891.*

— —. *Ueber Auricularhöcker bei Reptilien. Ein Beitrag zur Phylogenese des äusseren Ohres. Anat. Anz. VI. Jahrg. No. 2. 1891.*

Steifensand. *Das Gehörorgan der Wirbelthiere. Arch. f. Anatomie und Physiol. 1835.*

Ph. Stöhr. *Zur Entw.-Geschichte des Urodelenschädels. Würzb. Habil.-Schrift, 1879. Abgedruckt in der Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIII.*

D. Tataroff. *Ueber die Muskeln der Ohrmuschel und einige Besonderheiten des Ohrknorpels. Arch. f. Anat. und Physiol. 1887. (Vergl. auch die Literatur über das Kopfskelet bezügl. der Visceralbogen, Ossicula auditiva etc.)*

d'Arcy W. Thompson. *On the auditory labyrinth of Orthagoriscus. Dundee 1889.*

v. Tröltsch. *Die Anatomie des äusseren u. mittleren Ohres etc. Aus: Lehrbuch der Ohrenheilkunde. 7. Aufl. Leipzig 1881.*

A. Tuttle. *The relation of the external Meatus, Tympanum and Eustachian Tube to the first visceral cleft. Proceed. of the Americ. Acad. of Arts and Sciences 1883—84.*

V. Urbantschitsch. *Ueber die erste Anlage des Mittelrohres und des Trommelfells. Mitth. a. d. embr. Instit. Wien, Heft 1. 1877.*

F. Villy. *The Development of the Ear and Accessory Organs in the Common Frog. Quart. Journ. of Microscop. Science, 1890, und in Studies from the Biolog. Laboratories of the Owen's College. Vol. II. Manchester 1890.*

E. H. Weber. *De aure et auditu hominis et animalium. Lipsiae 1820.*

R. Wiedersheim. *Das Kopfskelet der Urodelen. Morphol. Jahrbuch, Bd. III, 1877.*

— —. *Zur Anat. und Physiol. des Phyllodactylus europ., mit besonderer Berücksichtigung des Aquaeductus vestibuli der Ascalaboten im Allgemeinen. Ebendaselbst Bd. I., 1876.*

R. Wright. *Some preliminary notes on the Anatomy of Fishes. Comm. to the Canadian Institute, Toronto 1885.*

— —. *On the Skull and Auditory Organ of the Siluroid Hypophthalmus. Trans. Roy. Soc. Canada, Section IV. 1885.*

H. Organe der Ernährung.

Darmcanal und seine Anhangsorgane.

Zähne.

Ch. Aeby. *Die Architectur unvollkommen getheilter Zahnwurzeln. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. 1878.*

E. Ballowitz. *Das Schmelzorgan der Edentaten, seine Ausbildung im Embryo und die Persistenz seines Keimrandes bei dem erwachsenen Thier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XL. 1892.*

J. Beard. *The Teeth of Myxinoid Fishes. Anat. Anz. III. Jahrg. 1888.*

— —. *The nature of the teeth of the Marsipobranch Fishes. Zoolog. Jahrb. (Abtheil. f. Anatomie und Ontogenie), Bd. III. 1889.*

A. v. Brunn. *Ueber die Ausdehnung des Schmelzorganes und seine Bedeutung für die Zahnbildung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887.*

E. D. Cope. *The mechanical Origin of the Sectorial Teeth of the Carnivora. Proceed. of the Americ. Assoc. for the Advancement of Science. Vol. XXVI. New York Meeting, August 1887.*

— —. *On the Tritubercular Molar in Human Dentition. Journ. of Morphol. Vol. II. 1888.*

G. Cuvier. *Leçons d'anatomie comparée, Tome III.*

— —. *Recherches sur les ossements fossiles. Tome V. Abth. II.*

A. Dohrn. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mitthlg. a. d. Zool. Station zu Neapel, 1884. III. Bd. Heft II.*

V. v. Ebner. *Histologie der Zähne mit Einschluss der Histogenese. Scheff, Handbuch der Zahnheilkunde, Heft 3—4. Wien 1890.*

A. Fleischmann. *Die Grundform der Backzähne bei Säugethieren und die Homologie der einzelnen Höcker. Sitz.-Ber. d. K. Preuss. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1891.*

Flower. *Lectures on Odontology. Brit. Med. Journal. 1871.*

Giebel. *Odontographie. 1855.*

— —. *Mammalia, Bronn's Classen u. Ordnungen des Thierreichs.*

Heinecke. *Unters. über die Zähne niederer Wirbelthiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIII. 1873.*

R. Hensel. *Ueber Homologieen u. Varianten in den Zahnformeln einiger Säugethiere. Morph. Jahrb. Bd. V. 1879.*

O. Hertwig. *Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XI. 1874. (Vergl. auch das Hautskelet.)*

T. H. Huxley. *On the cranial and dental characters of the Canidae. Proceed. Zool. Soc. of London. No. XVI. 1880.*

W. Kükenthal. *Einige Bemerkungen über die Säugethierbezahnung. Anat. Anz. VI. Jahrg. 1891.*

F. Leydig. *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857.*

— —. *Ueber die Molche der württemberg. Fauna. Arch. f. Naturgesch. Bd. XXXIII, 1877.*

— —. *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.*

Leche. *Studien über das Milchgebiss und die Zahnhomologieen bei den Chiropteren. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 43.*

— —. *Ueber Hornzähne bei einem Säugethiere. Anat. Anz. IV. Jahrg. 1889.*

O. C. Marsh. *American jurassic Mammals. Americ. Journ. of Science. Vol. XXXIII. 1887.*

J. Meckel. *System der vergl. Anatomie. Tome IV.*

P. de Meuron. *Sur le developpement de l'oesophage. Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences. Paris 1886.*

J. Müller. *Ueber eine eigenthümliche Bewaffnung des Zwischenkiefers der reifen Embryonen der Schlangen und Eidechsen. Arch. f. Anat. u. Physiologie. 1841.*

H. F. Osborn. *The evolution of mammalian molars to and from the tritubercular type. Americ. Naturalist 1888.*

— —. *Evolution of Mammalian Molars to and from the Tritubercular Type. Americ. Naturalist. Decbr. 1888.*

— —. *The history and homologies of the human molar cusps. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.*

R. Owen. *Odontography (mit Atlas). London 1840—45.*

— —. *Anatomy of Vertebrates. London 1866—68.*

W. Peters. *Ueber die Batrachiergattung Hemiphractus. Monat. Berichte d. K. Preuss. Acad. d. Wissensch. zu Berlin. 1862.*

G. Pouchet et **L. Chabry**. *Contrib. à l'odontologie des Mammifères. Journ. de l'anat. et de la physiol. Tom. XX. 1884.*

E. Poulton. *True Teeth in the young Ornithorhynchus paradoxus. Royal Soc. London 1888.*

— —. *The True Teeth and the Horny Plates of Ornithorhynchus. Quart. Journ. Microscop. Science. Vol. XXIX. No. 5. 1888.*

C. Röse. *Ueber die Entwicklung der Zähne des Menschen. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXVIII. 1891.*

— —. *Ueber die Zahnentwicklung der Reptilien. Deutsche Monatsschrift für Zahnheilkunde. 1892. X. Jahrg. 4. Heft.*

— —. *Ueber die Entstehung und Formabänderungen der menschlichen Molaren. Anatom. Anz. VII. Jahrg. 1892. No. 13 und 14.*

— —. *Ueber die schmelzlosen Zahnrudimente des Menschen. Verhdl. d. deutsch. odontolog. Gesellschaft. Bd. IV. Heft 1 und 2.*

— —. *Zur Zahnentwicklung der Edentaten. Anatom. Anz. VII. Jahrg. 1892.*

— —. *Ueber die Zahnentwicklung der Beutelthiere. Ebendaselbst.*

— —. *Ueber die Zahnleiste und die Eischwiele der Sauropsiden. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.*

— —. *Zur Phylogenese des Säugethiergebisses. Biol. Centralbl. XII. Bd. (vergl. auch das in dieser Abhandlung enthaltene Literatur-Verzeichniss).*

— —. *Ueber Zahnbau und Zahnwechsel der Dipnoër. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.*

J. A. Ryder. *On the Evolution and Homologies of the Incisors of the horse. Proceed. of the Acad. of nat. science of Philadelphia. 1877.*

— —. *The mechanical Genesis of Tooth-Forms. Proceed. Acad. Philadelphia. p. 45. 1878.*

M. Schlosser. *Beitr. zur Kenntniss der Stammesgeschichte der Hufthiere und Versuch einer Systematik der Paar- u. Unpaarhufer. Morph. Jahrbuch, Bd. XII, 1886.*

— —. *Ueber die Deutung des Milchgebisses der Säugethiere. Biolog. Centralbl. X. Bd.*

— —. *Die Differenzirung des Säugethiergebisses. Biolog. Centralbl. X. 1890.*

S. Sirena. *Ueber den Bau und die Entwicklung der Zähne bei den Amphibien u. Reptilien. Verhdl. d. phys.-medic. Gesellsch. zu Würzburg, 1871.*

B. Sternfeld. *Ueber die Structur des Hechtzahnes, insbesondere die des Vasodentins. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX. 1882.*

O. Thomas. *On the Dentition of Ornithorhynchus. Proc. Royal Soc. Vol. 46. 1889.*

Ch. Tomes. *Die Anatomie der Zähne des Menschen und der Wirbelthiere. In's Deutsche übers. von L. Holländer. Berlin 1877.*

— —. *Develop. of Teeth of Batrachia and Lizards. — Develop. of Teeth of Ophidia. Philos. Transact. 1875.*

— —. *Develop. of Teeth of Selachii and Teleostei. Philos. Transact. 1876.*

P. Topinard. *De l'évolution des molaires et prémolaires chez les Primates et en particulier chez l'homme. In „L'anthropologie". T. III. No. 6. Paris 1892.*

W. Waldeyer. *Bau und Entwicklung der Zähne. In: Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871.*

R. Wiedersheim. *Salamandrina perspicillata. Versuch einer vergl. Anat. der Salamandrinen. Genua 1875.*

B. C. A. Windle und **J. Humphreys.** *Man's lost incisors. Journ. of Anat. und Physiol. Vol. XXI. 1887.*

M. F. Woodward. *On the Milk-Dentition of Procavia (Hyrax) Capensis and of the Rabbit (Lepus cuniculus) with Remarks on the Relation of the Milk and Permanent Dentitions of the Mammalia Proceed. Zoolog. Soc. London, January 5, 1892. (Enthält auch eine Uebersicht über die ältere odontologische Literatur.)*

N. Zograff. *Ueber die Zähne der Knorpelganoiden. Biol. Centralbl. VII. Bd. 1887. (Vergl. auch den Nachtrag hierzu ebendaselbst.)*

E. Zuckerkandl. *Anatomie der Mundhöhle mit besonderer Berücksichtigung der Zähne. Wien 1891.*

Mundhöhlendrüsen.

Bermann. *Ueber tubulöse Drüsen in den Speicheldrüsen. Würzburg. Inaug.-Dissert. 1878.*

G. Born. *Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.*

— —. *Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. 3 Abhandlungen. Ebendaselbst Bd. V und VIII.*

Cloquet. *Organisation des voies lacrymales chez les serpents. Mém. du muséum d'hist. nat. 1821.*

A. Dugès. *Rech. anat. et physiol. sur la déglutition dans les reptiles. Annal. d. scienc. nat. 1827.*

Duvernoy. *Mém. sur les caractères tirés de l'anatomie pour distinguer les serpents venimeux des serpents non venimeux. Ann. d. scienc. nat. 1832.*

V. v. Ebner. *Die acinösen Drüsen der Zunge etc. Graz 1873.*

J. G. Fischer. *Anat. Notizen über Heloderma horridum Wiegm. Verhdl. des Vereins für naturwiss. Unterhaltung zu Hamburg. Bd. V.*

E. Gaupp. *Anat. Untersuchungen über die Nervenversorgung der Mund- und Nasenhöhlendrüsen der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. XIV. 1888.*

E. Giacomini. *Sulle Glandule Salivari degli Uccelli. Monitore Zool. Ital. Anno I. 1890.*

J. Henle. *Handbuch der systemat. Anatomie. Bd. II. Eingeweidelehre. 2. Aufl. 1875.*

M. Holl. *Ueber das Epithel in der Mundhöhle von Salamandra maculosa. Sitz.-Bericht d. Kais. Acad. d. Wissenschaften. XCII. Bd. III. Abth. Juli-Heft. Jahrg. 1885. Wien.*

F. Leydig. *Anatomisch-histolog. Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.*

— —. *Ueber die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873.*

J. Meckel. *System der vergl. Anat. Bd. IV.*

A. B. Meyer. *Ueber den Giftapparat der Schlangen. Monats-Ber. Berl. Acad. 1869.*

J. Müller. *De glandul. sec. struct. penit 1830.*

V. Podwisotzky. *Anat. Unters. über die Zungendrüsen des Menschen und der Säugethiere. Inaug.-Dissert. Dorpat 1878.*

P. Reichel. *Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. VII. 1882.*

Schlegel. *Essai sur la physiognomie des serpens. La Haye 1837.*

R. v. Seiller. *Die Zungendrüsen von Lacerta. Festschrift für Leuckart. Leipzig 1892.*

H. Viallanes. *Observ. sur les glandes saliv. chez l'Echidné (Echidna hystrix). Annal. d. scienc. natur. Sér. VI. T. VII.*

R. Wiedersheim. *Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien und die Glandula intermaxillaris der Anuren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVII.*

— —. *Das Kopfskelet der Urodelen. Morphol. Jahrb. Bd. III. 1877.*

Zunge.

Ludwig Ferdinand, Prinz von Bayern. *Zur Anatomie der Zunge. Eine vergleichend-anatomische Studie. München 1884.*

C. Gegenbaur. *Ueber die Unterzunge des Menschen und der Säugethiere. Morphol. Jahrb. Bd. IX. 1884.*

— —. *Beiträge zur Morphologie der Zunge. Ebendaselbst Bd. XI. 1886.*

Charles Sedgwick Minot. *Studies on the tongue. Anniversary memoirs of the Boston Society of natural history. Boston 1880.*

Vergl. auch die verschiedenen Monographieen, die Handbücher der systematischen Zoologie und vergl. Anatomie. Ferner die von C. K. Hoffmann bearbeiteten Amphibien und Reptilien in Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs, sowie die früher schon citirten Arbeiten R. Wiedersheim's über Amphibien und Reptilien, z. B. Salamandrina perspicillata etc.; ferner die Aufsätze Leydig's und die Arbeit H. Gadow's über die vergl. Anatomie des Verdauungssystemes der Vögel (Jenaische Zeitschr. Bd. XIII. N. F. VI.). Ferner M. Holl, Zur Anatomie der Mundhöhle von Rana temp. Sitz.-Ber. d. Kais. Acad. d. Wissensch. XCV. Bd. III. Abthlg. Wien 1887.

Vergl. auch Giebel, Die Zunge der Vögel und deren Gerüst. Zeitschrift der ges. Naturw. 1859, Bd. XI, mit vielen Abbild. etc.

E. Poulton. *The tongue of Perameles nasuta with some suggestions as to the origin of Taste Bulbs. Quart. Journ. of microsc. Science, Vol. XXIII. N. F. 1883.*

— —. *On the Tongues of the Marsupialia. Proc. Zool. Soc. of London, 1883.*

Glandula thyreoidea, thymus und Glandula carotica.

B. Afanassiew. *Ueber Bau und Entwicklung der Thymus der Säugethiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.*

G. Antipa. *Ueber die Beziehungen der Thymus zu den sog. Kiemenspaltenorganen bei Selachiern. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.*

J. F. van Bemmelen. *Die Visceraltaschen und Aortenbogen bei Reptilien und Vögeln. Zool. Anz. IX. Jahrg. 1886. (Vergl. auch das grosse, bei der Gesammtliteratur der Reptilien aufgeführte Werk desselben Autors.)*

— —. *Ueber die Suprapericardialkörper. Anat. Anz. IV. Jahrg. 1889.*

G. Born. *Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbögen und Schlundspalten bei Säugethieren. Vortrag in der medic. Section der schlssischen Gesellsch. für vaterl. Cultur. 1. Debr. 1882. Abgedr. in d. Breslauer ärztl. Zeitschr. No. 24. 23. Decbr. 1882. (Handelt auch von der Thymus.)*

— —. *Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen etc. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXII, 1883.*

A. Dohrn. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Mittheil. aus der zoolog. Station zu Neapel. Bd. V, VI u. VII. 1884—87.*

A. Ecker. *Blutgefässdrüsen. Wagner's Handwörterbuch für Physiologie. IV.*

Phil. Fischelis. *Beitrag zur Kenntnis der Glandula thyreoidea und Glandula Thymus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXV. 1885. (Enthält die gesammte ältere Literatur.)*

A. Fol. *Ueber die Schleimdrüsen oder den Endostyl der Tunicaten. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.*

A. Götte. *Entw.-Geschichte der Unke. Leipzig 1875.*

W. His. *Anatomie menschl. Embryonen. Mit Atlas. Leipzig 1880—85.*

Ch. Julien. *Quelle est la valeur morphologique du corps thyreoïde des Vertébrés? Bull. Acad. Royale de Belgique. Tom. III. 1887.*

N. Kastschenko. *Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei Säugethieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXX. 1887.*

A. Kölliker. *Entwickl.-Geschichte des Menschen und d. höheren Thiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.*

— —. *Gewebelehre.*

O. Langendorff. *Aeltere und neuere Ansichten über die Schilddrüse. Biolog. Centralbl. Bd. IX. 1889.*

H. Luschka. *Ueber die drüsenartige Natur des sogenannten Ganglion intercaroticum. Arch. f. Anat. und Physiol. 1862.*

Marchand. *Beitr. z. Kenntniss der normalen und pathologischen Anatomie der Glandula carotica und der Nebennieren. Internat. Beiträge z. wissenschaftl. Medicin. (Festschrift, Rudolf Virchow gewidmet zur Vollendung seines 70. Lebensjahres. Vol. I.)*

F. Maurer. *Schilddrüse und Thymus der Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. XI. 1885.*

— —. *Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. XIII. 1887.*

S. Mayer. *Zur Lehre von der Schilddrüse und Thymus bei den Amphibien. Anat. Anz. III. Jahrg. 1888.*

P. de Meuron. *Recherches sur le développement du Thymus et de la glande thyreoïde. Inaug.-Diss. Genève 1886. (Eine bezüglich der Gruppirung und erschöpfenden Behandlung des Stoffes vortreffliche Arbeit, welche auch ein ausgedehntes Literatur-Verzeichniss enthält.)*

W. Müller. *Ueber die Hypobranchialrinne der Tunicaten und deren Vorhandensein bei Amphioxus und den Cyclostomen. Jenaische Zeitschrift. Bd. VII.*

— —. *Ueber die Entwicklung der Schilddrüse. Ebendas. Bd. VI.*

— —. *Die Hypobranchialrinne der Tunicaten. Ebendas. Bd. VII.*

Remak. *Untersuch. über Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1855.*

A. Schaper. *Beitr. z. Histologie der Glandula carotica. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XL. 1892.*

A. Schneider. *Beitr. zur vergl. Anatomie und Entw.-Gesch. der Wirbelthiere. Berlin 1879. (Gl. thyreoidea von Ammocoetes.)*

M. Schultze. *Die Entwickl.-Geschichte von Petromyzon Planeri. Natuurkundige Verhandelingen van de Hollandsche Maatschappij der wetenschappen te Haarlem, II. verzameling D. 12. 1856. (Preisschrift.) S. 28.*

A. Seessel. *Zur Entwickl.-Gesch. des Vorderdarmes. Arch. f. Anat. und Physiol. 1877.*

H. Stannius. *Handbuch der Zootomie. Berlin 1854.*

L. Stieda. *Unters. über die Entwicklung der Glandula thymus, thyreoidea und carotica. Leipzig 1881.*

H. Watney. *The minute anatomy of the Thymus. Philos. Transact. Royal Soc. P. III. 1882.*

A. Wölfler. *Ueber die Entwicklung der Schilddrüse. Berlin 1880.*

Zimmermann. *Ueber die Carotisdrüse von Rana esculenta. Inaug.-Dissert. Berlin 1887.*

Abgesehen von den grösseren embryologischen und vergl. anatomischen Werken, die ich gleich zu Anfang dieses Literaturverzeichnisses namhaft gemacht habe, will ich noch einmal an folgende, ebenfalls früher schon citirte Quellen erinnern und weitere hinzufügen:

Fische und Dipnoër.

H. Ayers. *Beitr. z. Anat. u. Phys. d. Dipnoër. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII. N. F. XI. Bd. 1885.*

Balfour *(Elasmobranchier),* **Balfour und Parker** *(Lepidosteus),* **Leydig** *(Rochen und Haie, Fische und Reptilien),* **Langerhans** *(Amphioxus und Petromyzon),* **J. Müller** *(Vergl. Anatomie der Myxinoiden, Bau und Grenzen der Ganoiden),* **Rolph** *(Amphioxus),* **Schneider** *(Amphioxus, Petromyzon).*

R. Blanchard. *Mittheil. über d. Bau und die Entwicklung der sogen. fingerförm. Drüse bei den Knorpelfischen. Mittheil. a. d. embryol. Institute a. d. Universität Wien, I. p. 1878.*

Diesen Quellen füge ich noch bei:

G. Cattaneo. *Struttura e sviluppo dell' intestino dei pesci. Bolletino scientifico. No. 1. Marzo 1886, Pavia.*

— —. *Sulla formazione delle cripte intestinali negli embrioni del Salmo salar. Rend. del R. Istit. Lomb. Serie II, vol. XIX, Fasc. IX. Milano 1886.*

— —. *Istologia e sviluppo del Tubo digerente dei pesci. Milano 1886. (Enthält ein ausführliches Literatur-Verzeichniss.)*

G. Cattaneo. *Sull' esistenza delle glandule gastriche nell' Acipenser sturio e nella Tinca vulgaris. Rend. Istit. Lomb. Vol. XIX. 1886.*

— —. *1) Ulteriori ricerche sulla struttura delle glandule peptiche dei selaci, ganoidi e teleostei. 2) Sul significato fisiologico delle glandule da me trovate nello stomaco dello Sturione e sul valore morfologico delle loro cellule. Bollett. scientif. No. 3 und 4. Pavia 1886.*

L. Edinger. *Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.*

G. B. Howes. *On the Intestinal Canal of the Ichthyopsida, with especial reference to its Arterial Supply and the Appendix Digitiformis. Linn. Soc. Journ. Vol. XXIII.*

Krukenberg. *Versuche zur vergl. Physiologie d. Verdauung etc. Unters. aus d. physiol. Inst. der Univ. Heidelberg, Bd. I.*

O. v. Kupffer. *Ueber die Entwicklung von Milz und Pankreas. München. Medicin. Abhandlg. Arbeiten aus dem anatom. Institute. Herausgegeben von C. v. Kupffer und N. Rüdinger. VII. Reihe. 4. Heft. München 1892.*

E. Laguesse. *Développement du pancréas chez les poissons osseux. Comptes rendus hebdomadaires de la Société de Biologie. Jahrg. 1889 und 1890.*

— —. *Structure du pancréas et pancréas intrahépatique chez les poissons. Comptes rendus de l'Académie des sciences. Paris 1891, T. CXII.*

Legonis. *Rech. sur les tubes de Weber et sur le pancréas des poissons osseux. Annal. des sciences nat. Zoologie, T. XVII u. XVIII. 1873.*

J. List. *Untersuch. über d. Cloakenepithel der Plagiostomen. Sitz.-Bericht der K. Acad. d. Wissensch. zu Wien. XC. XCII. 1884, 1885.*

H. Lorent. *Ueber den Mitteldarm von Cobitis fossilis Lin. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. 1878.*

H. Rathke. *Zur Anatomie der Fische. 1) Ueber den Darmcanal. 2) Ueber die Leber, die Milz u. die Harnwerkzeuge. (Zwei Aufsätze.) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1837.*

R. Wiedersheim. *Ueber die mechanische Aufnahme der Nahrungsmittel in der Darmschleimhaut. Freiburger Festschrift zur 56. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte 1883.*

Eine reiche Fundgrube für den Tractus intestinalis der Fische bildet auch das Handbuch der Zootomie von H. Stannius, sowie das System der vergl. Anat. von J. Meckel.

Amphibien und Reptilien.

J. F. van Bemmelen. *Beiträge zur Kenntniss der Halsgegend bei Reptilien. I. Anat. Theil. Amsterdam 1888. (Siehe auch dessen Artikel im Zoolog. Anzeiger. IX. Jahrg. 1886.*

— —. *Over den oorsprong van de voorste ledematen en de tongspieren bij Reptilien. K. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. Zitting van 30. Juni 1888.*

Eberth. *Untersuch. über die Leber der Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. III. (Vergl. auch dessen Arbeit in Virchow's Arch. Bd. 39.)*

E. Göppert. *Die Entwicklung und das spätere Verhalten des Pankreas bei Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. 1891.*

Ebenfalls früher schon aufgeführte Arbeiten von: Götte (Entw.-Gesch. der Unke), Hoffmann (Amphibien, in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs), Ecker und Wiedersheim (Anatomie des Frosches), Wiedersheim (Salamandrina persp., Anatomie der Gymnophionen, Kopfdrüsen der Urodelen und die Glandula intermaxillaris der Anuren), Stannius (Handbuch der Zootomie).

Héron-Royer et Ch. van Bambecke. *La vestibule de la bouche chez les têtards des Batraciens anoures d'Europe etc. Arch. de Biologie, T. IX. 1889.*

C. K. Hoffmann *(Reptilien; in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs), Leydig (Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier), Stannius (Handbuch der Zootomie).*

M. Holl. *Zur Anatomie der Mundhöhle von Lacerta agilis. Sitz.-Ber. d. Kais. Acad. d. Wissensch. zu Wien. Bd. XCVI. 1887.*

A. Oppel. *Beitr. zur Anatomie des Proteus anguineus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV. 1890.*

Maria Sacchi. *Contrib. all'Istologia ed Embriologia dell'Apparechio digerente dei Batraci e dei Rettili. Atti della Società Ital. di scienze nat. Vol. XXIX. Milano 1886.*

— —. *Sulla morfologia delle Glandule intestinali dei Vertebrati. Bollet. scientif. No. 2. Pavia 1887.*

F. E. Schulze. *Ueber die inneren Kiemen der Batrachierlarven. I. Mittheil. Ueber das Epithel der Lippen, der Mund-, Rachen- und Kiemenhöhle erwachsener Larven von Pelobates fuscus. Abhdl. der K. Pr. Acad. d. Wissensch. zu Berlin, 1888. II. Mittheil. Skelet, Muskulatur, Blutgefässe, Filterapparat, Respiratorische Anhänge und Athmungsbewegungen erwachsener Larven von Pelobates fuscus. Ebendaselbst 1892.*

Vögel.

M. Cazin. *Recherches sur la structure de l'estomac des oiseaux. Comptes rendus. Paris 1886. Vergl. auch Annal. des sciences zoologiques. T. IV.*

G. Cattaneo. *Istologia e sviluppo dell' apparato gastrico degli uccelli.. Milano 1884.*

M. Cloetta. *Beitr. z. mikrosk. Anatomie des Vogeldarmes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 41. 1893.*

Forbes. *On the Bursa Fabricii in Birds. Proceed. Zool. Soc. London 1887.*

H. Gadow. *Versuch einer vergl. Anatomie des Verdauungssystems der Vögel. Jenaische Zeitschrift, Bd. XIII. N. F. VI. (Enthält zahlreiche werthvolle Literaturangaben.)*

Gasser. *Die Entstehung der Cloakenöffnung bei Hühnerembryonen. Archiv f. Anat. und Physiol. Anat. Abtheil. 1880.*

Huschke. *De bursae Fabricii origine. 1838.*

Leuckart. *Zoolog. Bruchstücke, II. 1841. Ueber eine zusammenges. Magenbildung bei verschiedenen Vögeln.*

Molin. *Sugli stomachi degli uccelli. In Denkschr. K. Acad. d. Wissensch. III. Bd. 1852.*

G. Postina. *Bydrage tot de Kennis van den Bouw van het Darmkanaal der Vogels. Inaug.-Dissert. Leiden 1887.*

Selenka und **Gadow.** *(Vögel; Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs.) Tiedemann (Anatomie und Naturgeschichte der Vögel). Naumann's Naturgeschichte der Vögel Deutschlands.*

L. Stieda. *Ueber den Bau und die Entw. der Bursa Fabricii. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXIV.*

M. Teichmann. *Der Kropf der Taube. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV. 1889.*

Tiedemann und **Gmelin.** *Die Verdauung. II. Bd. Heidelberg 1826.*

K. F. Wenckebach. *De Ontwikkeling en de Bouw der Bursa Fabricii. Inaug.-Dissert. Utrecht 1888.*

R. Wiedersheim. *Die feineren Structurverhältnisse der Drüsen im Muskelmagen der Vögel. Inaug.-Dissert. Würzburg 1872. In erweiterter Form publ. im Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. VIII. 1872.*

Säugethiere.

Gurlt *(Haussäugethiere)*, **Frank** *(Haussäugethiere)*, **Rapp** *(1. Cetaceen, 2. Edentaten).*

Vergl. auch die grösseren Werke von Cuvier, Meckel, Kölliker (Histologie), Henle (Systematische Anatomie des Menschen), sowie die in der allgemeinen Literatur-Uebersicht zu Anfang dieses Verzeichnisses erwähnten Werke.

Sehr wichtig ist der Aufsatz Gegenbaur's, Bemerkungen über den Vorderdarm niederer Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. IV. 1878.

Von histolog. Arbeiten über die Darm-Schleimhaut nenne ich:

J. E. V. Boas. *Zur Morphologie des Magens der Cameliden und der Traguliden etc. Morphol. Jahrb. Bd. XVI. 1890.*

G. Bizzozero. *Ueber die Regeneration der Elemente der schlauchförmigen Drüsen und des Magendarmcanals. Anatom. Anzeiger, Jahrg. III. 1888, und Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXIII. 1889.*

R. Edelmann. *Vergl. anat. und physiol. Untersuchungen über eine besondere Region der Magenschleimhaut (Cardialdrüsenregion) bei den Säugethieren. Inaug.-Dissert. Rostock 1889.*

Edinger. *Zur Kenntniss der Drüsenzellen des Magens, besonders beim Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVII. 1879.*

Th. Eimer. *Neue und alte Mittheilungen über Fettresorption im Dünndarm und im Dickdarm. Biol. Centr.-Blatt. Bd. IV. No. 19. 1884.*

H. Endres. *Beitr. z. Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Darmes, des Darmgekröses und der Bauchspeicheldrüse. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XL. 1892.*

W. Eysoldt. *Ein Beitrag zur Frage der Fettresorption. Inaug.-Dissert. Kiel 1885.*

W. Felix. *Zur Leber- und Pankreasentwicklung. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abtheil. 1892.*

J. Garel. *Recherches sur l'anatomie comparée des glandes de la muqueuse intestinale et gastrique des animaux vertébrés. Lab. d'Anat. gén. de la faculté de medecine de Lyon. Paris 1879.*

O. Hamburger. *Zur Entwicklung der Bauchspeicheldrüse des Menschen. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.*

F. Keibel. *Die Entwicklungsvorgänge am hinteren Ende des Meerschweinchenembryos. Arch. f. Anat. und Physiol. 1888.*

G. Killian. *Ueber die Bursa und Tonsilla pharyngea. Morphol. Jahrb. Bd. XIV. 1888. (Enthält ein ausführliches Literatur-Verzeichniss.)*

J. Kollmann. *Intracellulare Verdauung in der Keimhaut von Wirbelthieren. Recueil zoologique Suisse. Tome I. No. 2.*

K. v. Kostanecki. *Zur Morphologie der Tubengaumenmuskulatur. Arch. f. Anat. und Physiol. Anatom. Abth. 1891.*

E. Metschnikoff. *Untersuch. über die intracellulare Verdauung bei wirbellosen Thieren. Arbeiten des zool. Instituts zu Wien. Tom. V. Heft 2. 1883.*

— —. *Untersuch. über die mesodermalen Phagocyten einiger Wirbelthiere. Biol. Centralbl. III. Bd. 1883. No. 18.*

C. Nauwerck. *Ein Nebenpankreas. Patholog.-anat. Mittheilungen XIV. In* Ziegler, *Beitr. z. pathol. Anat. XII. Bd. 1892.*

A. Oppel. *Ueber Pigmentzellen des Wirbelthierdarmes. Mitth. d. Gesellsch. f. Morphol. und Physiol. zu München. Sitzung vom 17. December 1889.*

— —. *Ueber Gitterfasern der menschlichen Leber und Milz. Anat. Anz. VI. Jahrg. 1891.*

H. Rex. *Beitr. z. Morphologie der Säugerleber. Morphol. Jahrb. Bd. XIV. 1888.*

O. Rubeli. *Ueber den Oesophagus des Menschen und verschiedener Hausthiere. Inaug.-Dissert. Bern 1890.*

A. Schirmer. *Beitr. z. Geschichte und Anatomie des Pankreas. Inaug.-Dissert. Basel 1893.*

Ferdinand Graf Spee. *Beobacht. über den Bewegungsapparat und die Bewegung der Darmzotten, sowie deren Bedeutung für den Chylusstrom. Acad. Habil.-Schrift (Kiel), abgedruckt im Arch. f. Anat. u. Physiol. 1885. Anat. Abtheilg.*

Ph. Stöhr. *Ueber das Epithel des menschl. Magens. Verhdlg. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. N. F. XV. Bd. 1880.*

— —. *Ueber die Pylorusschleimhaut. Sitz.-Bericht der Würzburger phys.-med. Gesellschaft. 1881.*

A. Stoss. *Untersuch. über die Entwicklung der Verdauungsorgane (Schafsembryonen). Inaug.-Dissert., Thierärztl. Hochschule München, 1892. (Siehe auch: Anat. Anz. VI. Jahrg. 1891.)*

O. Tornier. *Ueber Bürstenbesätze an Drüsenepithelien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVII. 1886.*

M. Weber. *Eigenthüml. Lagerung der Leber und Niere bei Siluroiden. Zool. Ergebnisse einer Reise in Niederländisch Ost-Indien. Heft 2. Leiden 1890.*

— —. *Zoolog. Ergebnisse einer Reise in Niederländisch Ost-Indien. Bd. II. Beitr. z. Anatomie und Entwicklung des Genus Manis. Leiden 1891.*

Th. Zawarykin. *Ueber die Fettresorption im Dünndarm. Pflüger's Archiv f. d. gesammte Physiologie. Bd. XXXI. 1883.*

J. Athmungsorgane (Schwimmblase).

Hierfür gelten die meisten der im Literaturverzeichniss über den Tractus intestinalis angeführten Arbeiten.

Dazu führe ich noch folgende an:

Fische und Dipnoër.

K. E. v. Bär. *Unters. über d. Entw.-Gesch. der Fische nebst einem Anhang über die Schwimmblase. Leipzig 1835.*

J. F. van Bemmelen. *Ueber vermuthliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern. Mitth. der zool. Station zu Neapel. VI. Bd. 2. Heft. 1885. (Vergl. auch die im Literaturverzeichniss über den Tractus intestinalis angeführten Arbeiten dieses Autors.)*

Bjeletzki. *Ueber die in der Schwimmblase enthaltenen Gase. Abhdl. der naturf. Gesellsch. zu Charkoff. 1884. Referirt im biol. Centralblatt 1884.*

Th. W. Bridge und A. C. Haddon. *Contrib. to the Anat. of Fishes. I. The Air-Bladder and Weberian Ossicles in the Siluridae. Proceed. Royal Soc. Vol. 46. 1889.*

— —. *Contributions to the Anatomy of Fishes. II. The Air-Bladder and Weberian Ossicles in the Siluroid Fishes. Ebendaselbst. Vol. 52. London 1892.*

A. Dohrn. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. (Spritzlochkieme der Selachier, Kiemendeckelkieme der Ganoiden, Pseudobranchie der Teleostier.) Mitthlg. aus der Zool. Station zu Neapel. VII. Bd. Heft 1. 1886.*

A. Götte. *Zur Entwicklung der Teleostierkieme. Zool. Anz. I. Jahrg. 1878.*

C. Hasse. *Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische. In „Anatomische Studien“.*

van der Hoeven. *1) Ueber die zellige Schwimmblase des Lepidosteus. 2) Ueber Lungen und Schwimmblasen. 2 Artikel. Arch. f. Anat. und Physiol. 1841.*

C. K. Hoffmann. *Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1883.*

J. Hyrtl. *Ueber die Schwimmblase von Lepidosteus. Sitz.-Ber. Wien. Acad. Bd. VIII. 1852.*

Ch. Julin. *Les deux premières fentes branchiales des Poissons Cyclostomes sont elles homologues respectivement à l'évent à la fente hyobranchiale des Sélaciens? Bull. Acad. Royale de Belgique. Tome XIII. 1887.*

F. S. Leuckart. *Unters. über die Kiemen der Embryonen von Rochen und Haien etc. Stuttgart 1836.*

F. Leydig. *Zur mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. der Rochen und Haie. 1852.*

F. Maurer. *Ein Beitrag zur Kenntniss der Pseudobranchien der Knochenfische. Morphol. Jahrb. Bd. IX. 1883.*

K. Möbius. *Balistes aculeatus, ein trommelnder Fisch. Sitz.-Ber. d. K. Akad. d. Wissensch. Berlin XLVI. 1889.*

J. Müller. *Fortgesetzte Untersuchungen über die Pseudobranchien. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1841.*

— —. *Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische mit Bezugnahme auf einige neue Fischgattungen. Ebendaselbst 1842.*
(Vergl. auch dessen „Anatomie der Myxinoiden“ und „Bau und Grenzen der Ganoiden“.)

J. Nusbaum. *Ueber das anatomische Verhältniss zwischen dem Gehörorgan und der Schwimmblase bei den Cyprinoiden. Zool. Anz. IV. 1881.*

H. Rathke. *Zur Anatomie der Fische. (Ueber die Schwimmblase und über den Bau des Kiemenapparates des Lepadogaster biciliatus.) Arch. f. Anat. u. Physiol. 1838.*

— —. *Unters. über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbelthiere. 1832.*

A. Riess. *Der Bau der Kiemenblätter bei den Knochenfischen. Troschel's Archiv f. Naturgesch. 47. Jahrg.*

Reissner. *Ueber die Schwimmblase und den Gehörapparat einiger Siluroiden. Arch. f. Anat. und Physiol. 1859.*

M. Sagemehl. *Beitr. z. vergl. Anat. d. Fische. Morphol. Jahrb. Bd. X. 1885. (Enthält unter Anderem wichtige Notizen zur Anatomie und Physiologie der Schwimmblase.)*

— —. *Die accessorischen Branchialorgane von Citharinus. Morphol. Jahrb. Bd. XII. 1887.*

S. L. L. Schenk. *Die Kiemenfäden der Knorpelfische während der Entwicklung. Sitz.-Ber. Wien. Acad. III. Abthlg. Jahrg. 1875.*

J. W. Spengel. *Beitr. z. Kenntniss der Kiemen des Amphioxus. Morphol. Jahrb. IV. Bd.*

H. Virchow. *1) Ueber die Spritzloch-Kieme von Acipenser etc. 2) Von Selachiern. Verhdl. d. physiol. Gesellsch. zu Berlin. Jahrg. 1889/90.*

H. Virchow. *Ueber die Spritzlochkieme der Selachier, Sitz.-Ber. der Gesellsch. naturforsch. Freunde. Jahrg. 1893. (Handelt auch von den Augengefässen.)*

E. H. Weber. *De aure et auditu hominis et animalium. Lipsiae 1820.*

R. Wiedersheim. *Zur Biologie von Protopterus (Schwanzathmung während des Erstarrungs-Zustandes). Anat. Anzeiger. 1887.*

N. Zograff. *Ueber d. sog. Labyrinthapparat der Labyrinthfische (Labyrinthici). Biolog. Centr.-Blatt. V. Bd. 1886.*

— —. *On the Construction and Purpose of the so-called Labyrinthine Apparatus of the Labyrinthic Fishes. Quart. Journ. of micr. Science. Vol. XXVIII. 1889.*

Amphibien.

P. Albrecht. *Sur la Non-Homologie des Poumons der Vertébrés pulmonés avec la vessie natatoire des Poissons. Paris und Brüssel 1886.*

J. E. V. Boas. *Ueber den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. VII. 1881.*

Calori. *Descriptio anatom. branchiarum maxime internarum gyrini Ranae esculentae ect. in Novi comment. Acad. Scient. Instituti Bononiensis. 5. 1842.*

L. Camerano. *Richerche intorno alla vita branchiale degli Anfibi. Mem. dalle Memorie della R. Accad. delle Scienze di Torino. Ser. II. Tom. XXXV. 1883.*

M. v. Chauvin. *Ueber das Anpassungssvermögen der Larven von Salamandra atra. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVII.*

J. G. Fischer. *Anatom. Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1864.*

Lambotte. *Observat. anat. et phys. sur les appareilles sanguines et respiratoires des Batraciens anoures; in Memoires couronnées etc. l'Acad. R. de Belgique. Tome XIII. 1837.*

Naue. *Ueber Bau und Entwicklung der Kiemen der Froschlarven; in der Zeitschr. für Naturwissenschaften. Halle 1890. 63. Band.*

A. Oppel. *Beitr. z. Anat. von Proteus anguinus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV.*

H. Rathke. *Anatom.-philosoph. Untersuchungen über den Kiemenapparat etc. Riga 1832.*

F. E. Schulze. *Vergl. dessen beim Tractus intestinalis aufgeführte Arbeit über die inneren Kiemen der Batrachierlarven.*

Harris H. Wilder. *Studies in the Phylogenesis of the Larynx. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.*

Whitney. *On the changes which accomp. the metamorph. of the tadpole. Quart. Journ. of microscop. Science, sc. N. S. Vol. VII. 1867.*

Weitere Abhandlungen über die Anatomie und Physiologie der Athmung bei Amphibien haben geliefert: Configliachi e Rusconi, Del Proteo anguino, Gibbes (Menobranchus), Boston Journ. of Nat. Hist. VI. pag. 369; Neill (Siren), in Isis 1832, pag. 698—699; Rusconi, Descr. anat. d. organi d. circolaz. d. larve d. Salamandre acq., pag. 29—31; L. Vaillant (Siren), Annales d. Scienc. nat. Sér. IV. Tom. 19, pag. 340—344.

Vergl. auch die Arbeiten von Weismann, Ueber die Umwandlung des mexicanischen Axolotl in ein Amblystoma. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXV, und Siebold, Zusatz zu den Mittheilungen über die Verwandlung des Axolotl in Amblystoma. Ebendaselbst, Bd. XXVII. Ferner: Wiedersheim in Ecker's Anatomie des Frosches.

Reptilien.

Abgesehen von den Arbeiten C. K. Hoffmann's (Reptilien, in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs), verweise ich noch auf:

J. Henle. *Vergl. anatomische Beschreibung des Kehlkopfs. Leipzig 1839. (Diese Arbeit erstreckt sich auf sämmtliche Hauptgruppen der Vertebraten.)*

E. Liessner. *Ein Beitr. zur Kenntniss der Kiemenspalten und ihrer Anlagen bei amnioten Wirbelthieren. Morph. Jahrb. Bd. XIII. 1888. (Umfasst auch die Vögel und Säugethiere.)*

Mitchell and Morehouse. *Researches upon the Anatomy and Physiology of Respiration in the Chelonia; in: Smithson. Contributions. Vol. XIII. 1863.*

H. Rathke. *Ueber die Luftröhre, die Speiseröhre und den Magen von Sphargis coriacea. Arch. f. Anat. und Physiol. 1846.*

F. E. Schulze. *Die Lungen. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871.*

H. Simon und Susanna Phelps Gage. *Wasserathmung bei weichschaligen Schildkröten. Ein Beitrag zur Physiologie der Athmung bei Wirbelthieren. The American Naturalist. Vol. XX, No. 3. 1886 Refer. im Biolog. Centralblatt. Bd. VI. No. 7. 1886.*

R. Wiedersheim. *Zur Anat. und Physiol. des Phyllodactylus europaeus etc. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.*

— —. *Das Respirations-System der Chamaeleoniden. Ber. d. naturf. Gesellschaft zu Freiburg i/B. Bd. I. 1886.*

Vögel.

F. E. Beddard. *On the structural character and classification of the Cuckoos. Proceed. Royal Society of London. 1885.*

— —. *Note on the Air-sacs of the Cassowary. Proceed. Zool. Soc. No. XI. London 1886.*

— —. *On the Syrinx and other Points in the Anatomy of the Caprimulgidae. Ebendaselbst.*

Campana. *Recherches d'Anatomie, de Physiologie et d'Organogénie pour la détermination des Lois de la Genèse et de l'Evolution des Espèces animales. I. Mémoire. Physiologie de la Respiration chez le oiseaux. Anatomie de l'appareil pneumatique pulmonaire, de faux diaphragmes, des séreuses et de l'intestin chez le poulet. Paris. Masson. 1875.*

Foster und Balfour. *Grundzüge der Entwicklungsgesch. Deutsche Uebers. von Kleinenberg. Leipzig 1876. 2. Aufl. des englischen Textes 1883.*

N. Guillot. *Mém. sur l'appareil de la respiration dans les oiseaux. Ann. d. Sc. nat. 3. ser. T. V. 1846.*

T. H. Huxley. *On the respiratory organs of Apteryx. Proc. Zool. Soc. 1882.*

Jacquemin. *II. Mém. sur la pneumaticité du squelette des oiseaux. Nova Acta A. L. C. nat. cur. t. XIX. 1842.*

R. Owen. *Anatomy of vertebrates. London 1868.*

P. Pavesi. *Studi anatomici sopra alcuni uccelli. Annal. del Museo civ. di Stor. nat. di Genova. Vol. IX, 1876—77.*

— —. *Intorno ad una nuova forma di trachea di Manucodia. Ebendaselbst. Vol. VI. 1874.*

Prechtl. *Unters. über den Flug der Vögel. Wien 1846.*

H. Rathke. *Ueber die Entwicklung der Athemwerkzeuge bei den Vögeln und Säugethieren. 1828. Nova Acta t. XIV.*

Sappey. *Rech. zur l'appareil respiratoire des oiseaux. Paris 1847.*

E. Selenka. *Beitr. zur Entw.-Geschichte der Luftsäcke des Huhns. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XII. 1866.*

H. Strasser. *Die Luftsäcke der Vögel. Morphol. Jahrb. Bd. III. 1877.*

— —. *Ueber den Flug der Vögel. Jena 1885.*

L. Wunderlich. *Beitr. zur vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte des unteren Kehlkopfes der Vögel. Nova acta Bd. 48 der Kaiserl. Leopold. Carolin. Deutschen Academie der Naturforscher. Halle 1886.*

Säugethiere.

Ch. Aeby. *Der Bronchialbaum der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1880. (Vergl. auch die vorläufige Mittheilung: „Die Gestalt des Bronchialbaumes und die Homologie der Lungenlappen beim Menschen." Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1878. No. 16.)*

— —. *Der Bronchialbaum des Menschen bei Situs inversus. Arch. f. Anat. und Physiol. 1882. Dasselbe Thema behandeln: M. Weber und H. Leboucq. Zoolog. Anz. 1881. No. 76 und 82.*

P. Albrecht. *Ueber die morpholog. Bedeutung der Pharynxdivertikel. Bericht über die Verhandlungen des deutschen Chirurgencongresses (Centralblatt für Chirurgie 1885 No. 24) in Berlin 1885.*

H. Beauregard et Boulart. *Recherches sur le larynx et la trachée des Balaenides. Journ. de l'Anatomie et de la Physiologie. T. XVIII.*

G. Cuvier. *Leçons d'anatomie comparée. Tom. VII. Paris 1840.*

E. Dubois. *Zur Morphologie des Larynx. Anat. Anz. Jahrg. I. 1886.*

M. Fürbringer. *Beitr. zur Kenntniss der Kehlkopfmuskulatur. Jena 1875. (Enthält zugleich ein umfassendes Literaturverzeichniss des Kehlkopfes im Allgemeinen.)*

C. Gegenbaur. *Die Epiglottis. Vergl. anatomische Studie. Gratul.-Schrift zu Kölliker's 50jähr. Doctor-Jubiläum. Leipzig 1872. (Behandelt den Kehlkopf der Vertebraten im Allgemeinen.)*

C. Hasse. *Ueber den Bau der menschlichen Lungen. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abth. 1892.*

W. His. *Zur Bildungsgeschichte der Lungen beim menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1887.*

G. B. Howes. *On some points in the anatomy of the Porpoise (Phocaena communis). Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XIV.*

— —. *Rabbit with an intra-narial Epiglottis with a suggestion concerning the phylogeny of the mammalian respiratory apparatus. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXIII.*

— —. *Additional Observ. upon the intra-narial Epiglottis. Ebendaselbst.*

A. Kölliker. *Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1880.*

— —. *Zur Kenntniss des Baues der Lungen des Menschen. Verhandl. d. med. Gesellsch. z. Würzburg. N. F. Bd. XVI.*

Küttner. *Studien über das Lungenepithel. Virchow's Archiv. Bd. 66.*

A. Narath. *Vergl. Anatomie des Bronchialbaumes. Verhdl. d. Anat. Gesellsch. auf der VI. Versammlung in Wien. 1892.*

R. Owen. *Anatomy of Vertebrates. Vol. III. London 1868.*

L. Dalla Rosa. *Beitr. zur Casuistik und Morphologie der Varietäten des menschlichen Bronchialbaumes. Wien. Klin. Wochenschr. 1889. No. 22—24.*

F. E. Schulze. *Die Lungen. Stricker's Handb. d. Lehre v. d. Geweben. Leipzig 1871.*

S. Soemmering. *Lehre von den Eingeweiden und Sinnesorganen des menschl. Körpers. Umgearbeitet und beendigt von E. Huschke. Leipzig 1844.*

L. Stieda. *Einiges über Bau und Entwicklung der Säugethierlunge. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. Suppl.*

D'Arcy Thompson. *On the Cetacean Larynx. Studies from the Museum of Zoology in University College, Dundee. August 1890.*

M. Walker. *On the larynx and hyoid of Monotremata. Studies from the Museum of Zoology in University College, Dundee, edited by d'Arcy W. Thompson. Dundee 1889.*

Vergl. auch die Hand- und Lehrbücher der Anatomie des Menschen von Aeby, Henle, Hyrtl, Krause, Meyer etc.

Coelom, Pori abdominales und Serosa.

H. Ayers. *Untersuchungen über Pori abdominales. Morphol. Jahrb. Bd. X. 1885.*

F. E. Beddard. *Note on the systematic position of Monitor. Anatom. Anz. III. Jahrg. 1888. (Behandelt das Bauchfell.)*

Bridge. *Pori abdominales of Vertebrata. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XIV.*

G. W. Butler. *On the Subdivision of the Body-Cavity in Lizards, Crocodils and Birds. Proceed. Zoolog. Soc. London 1889 and 1892.*

H. Endres. *Beitr. z. Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Darmes, des Darmgekröses und der Bauchspeicheldrüse. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XL. 1892.*

C. Gegenbaur. *Bemerkungen über die Pori abdominales. Morph. Jahrb. Bd. X. 1885.*

H. Klaatsch. *Zur Morphologie der Mesenterialbildungen am Darmcanal der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. XVIII. 1892. (Enthält zugleich eine Fülle von Material über die Configuration des Tractus intestinalis. der Milz, Leber etc.)*

F. Lataste et R. Blanchard. *Le péritoine du Python etc. Extr. d. bull. de la Soc. zool. de France pour 1879.*

G. Ruge. *Der Verkürzungsprocess am Rumpf von Halbaffen. Morphol. Jahrb. XVIII. Bd. 1892.*

— —. *Die Grenzlinien der Pleurasäcke und die Lagerung des Herzens bei Primaten, insbesondere bei den Anthropoiden. Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1892.*

B. Solger. *Stud. z. Entwickl.-Gesch. des Coeloms und des Coelomepithels der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. X. 1885.*

T. Tanja. *Ueber die Grenzen der Pleurahöhlen bei den Primaten und einigen andern Säugethieren. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. 1891.*

Turner. *On the Pori abdominales in some Sharks. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XIV.*

M. Weber. *Die Abdominalporen der Salmoniden nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane der Fische. Morphol. Jahrb. Bd. XII. 1887.*

K. Circulationsorgane.

Ausser den früher schon namhaft gemachten grösseren Werken, den Monographieen, den Lehr- und Handbüchern der vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte etc. vergleiche man noch:

H. Ayers. *The Morphology of the Carotids, based on a study of the Blood-Vessels of Chlamydoselachus anguineus. Bull. Museum Comp. Zoölogy Harvard College, Vol. XVII. 889.*

Barkow. *Disquis. de arteriis mammalium et avium. Nova acta Acad. Leop. Tom. XX. 1843.*

F. E. Beddard. *Note on the presence of an Anteriorabdominal Vein in Echidna. Proceed. Zool. Soc. of London. 18. Novbr. 1884 und im Zool. Anzeiger VII. No. 182. 1884.*

— —. *On the heart of Apteryx. Proceed. Zoolog. Society of London. Febr. 17. 1885.*

Van Bemmelen. *Die Halsgegend der Reptilien. Zool. Anz. X. Bd. 1887. (Handelt von den Branchialbögen; vergl. auch das grosse, bei der Gesammtliteratur der Reptilien angeführte Werk desselben Verfassers.)*

A. C. Bernays. *Entwicklungsgeschichte der Atrioventricularklappen. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.*

Th. Bischoff. *Ueber den Bau des Crocodilherzens etc. Arch. f. Anat. und Physiol. 1836.*

G. Bizzozero. *Neue Untersuchungen über den Bau des Knochenmarkes bei Vögeln. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890. (Enthält zugleich viele Literaturangaben über die Genese der Blutzellen.)*

E. V. Boas. *Ueber Herz und Arterienbogen bei Ceratodus und Protopterus. Morphol. Jahrb. Bd. VI. 1880.*

— —. *Ueber den Conus arteriosus bei Butirinus und bei anderen Knochenfischen. Ebendaselbst.*

— —. *Ueber den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Ebendaselbst. Bd. VII. 1881.*

— —. *Beiträge z. Angiologie d. Amphibien. Ebendaselbst. Bd. VIII. 1882.*

— —. *Ueber die Arterienbogen der Wirbelthiere. Morph. Jahrb. Bd. XIII. 1887.*

G. Born. *Beitr. zur Entwicklungsgeschichte des Säugethierherzens. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXIII. 1889.*

A. Brenner. *Ueber das Verhältniss des Nerv. laryngeus inferior vagi zu einigen Aortenvarietäten des Menschen und zu dem Aortensystem der durch Lungen athmenden Wirbelthiere überhaupt. Arch. f. Anat. und Physiol. 1883.*

Brücke. *Beitr. zur vergl. Anatomie und Physiologie des Gefässsystems der Amphibien. Denkschr. der Kais. Acad. d. Wissensch. zu Wien. Math.-naturw. Cl. Bd. III. 1852.*

M. Cadiat. *Du développement de la partie céphalo-thoracique de l'embryon, de la formation du diaphragme, des pleures, du péricarde, du pharynx et de l'oesophage. Journ. de l'anat. et de la physiol. vol. XIV. 1878.*

L. Calori. *Anatomia del Axolotl. Memorie della Accad. delle Scienze di Bologna, Tomo III. 1851.*

— —. *Sugli organi della circolazione e della respirazione dei gyrini della Rana esculenta e delle larve della Salamandra cristata. Nuov. Ann. dell. Scienz. nat. di Bologna. Ann. I. 1838.*

M. C. Dekhuizen. *Ueber das Blut der Amphibien. Verhdl. d. Anat. Gesellsch. auf der VI. Versammlung in Wien. 1892.*

A. Dohrn. *Studien z. Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. XV. Neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes. Mitth. Zool. Station zu Neapel. IX. Bd. 1890.*

Duvernoy. *Note sur la structure du coeur des Crocodiliens. Journ. de l'Institut. 1838.*

A. Ecker und R. Wiedersheim. *Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—82.*

Henri Milne Edwards. *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée. T. II. 1858.*

P. Eisler. *Das Gefäss- und periph. Nervensystem des Gorilla. Halle a/S. 1890.*

Franque. *Nonnulla ad Amiam calvam accuratius cognoscendam. Berlin 1847.*

G. Fritsch. *Zur vergl. Anatomie des Amphibienherzens. Arch. f. Anat. und Physiol. 1869.*

C. Gegenbaur. *Zur vergl. Anatomie des Herzens. Jenaische Zeitschr. Bd. II. 1866.*

C. Gompertz. *Ueber Herz und Blutkreislauf bei nackten Amphibien. Arch. f. Anat. und Physiol. (Physiol. Abth.) 1884. (Enthält eine mustergiltige Beschreibung der Anat. u. Physiologie d. Anurenherzens.)*

Gurlt. *Anatomische Abbildungen der Haussäugethiere.*

Hahn. *Commentatio de arteriis anatis. Hannover 1830.*

C. Hasse. *Die Ursachen des rechtzeitigen Eintritts der Geburtsthätigkeit beim Menschen. Zeitschr. für Geburtshilfe und Gynaekologie. Bd. VI. Heft 1.*

W. His. *Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig 1880—1885.*

F. Hochstetter. *Ueber den Einfluss der Entwicklung der bleibenden Nieren auf die Lage des Urnierenabschnittes der hinteren Cardinalvenen. Anat. Anz. III. Jahrg. 1888.*

— —. *Ueber das Gekröse der hinteren Hohlvene. Ebendaselbst.*

— —. *Ueber die Bildung der hinteren Hohlvene bei den Säugethieren. Anat. Anz. II. 1887.*

— —. *Beiträge zur vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische. Morphol. Jahrb. Bd. XIII. 1888. (Enthält zugleich ein ausführliches Literaturverzeichniss).*

— —. *Ueber die ursprüngliche Hauptschlagader der hinteren Gliedmasse des Menschen und der Säugethiere nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Endäste der Aorta abdominalis. Morphol. Jahrb. Bd. XVI. 1890.*

— —. *Ueber die Entwicklung der Extremitäten-Venen bei den Amnioten. Ebendaselbst. Bd. XVII. 1891.*

— —. *Entwicklungsgeschichte des Gefäss-Systems (Referat). In: Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, herausgeg. v. Fr. Merkel u. R. Bonnet.*

— —. *Beitr. z. Entw.-Geschichte des Venensystems der Amnioten. II. Reptilien (Lacerta, Tropidonotus). Morphol. Jahrb. XIX. Bd. 1892.*

C. K. Hoffmann. *Zur Entwickl.-Gesch. des Herzens und der Blutgefässe bei den Selachiern. Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1893.*

G. B. Howes. *Note on the Azygos Veins in the Anurous Amphibia. Proc. Zool. Soc. London 1888.*

— —. *On the intestinal Canal of the Ichthyopsida, with especial reference to its Arterial Supply and the Appendix Digitiformis. Linn. Soc. Journ. Zool. Vol. XXIII. 1890.*

A. A. W. Hubrecht. *Studies in Mammalian Embryology. I. The Placentation of Erinaceus europaeus with Remarks on the Phylogeny of the Placenta. Quart. Journ. of mikr. Science. Vol. XXX. N. 3.*

Huschke. *Ueber die Carotidendrüse einiger Amphibien. Treviranus' Zeitschr. f. Physiologie. Bd. IV. 1831.*

J. Hyrtl. *Berichtigungen über den Bau des Gefässsystems von Hypochthon Laurentii. Medicin. Jahrb. d. österr. Staates. Bd. 48. 1844.*

— —. *Cryptobranchus japonicus. Schediasma anatom. Wien 1865.*

— —. *Beobachtungen aus dem Gebiete der vergl. Gefässlehre. Medicin. Jahrb. d. österr. Staates. Bd. 24, S. 69; 232; 376.*

— —. *Das arterielle Gefässsystem der Edentaten. Denkschr. d. Acad. zu Wien. Bd. VI. S. 21.*

— —. *Das arterielle Gefässsystem der Monotremen. Ebendaselbst. Bd. V. S. 1.*

— —. *Das arterielle Gefässsystem der Rochen. Denkschr. Akad. Wien. XV. Bd. 1858.*

— —. *Die Kopfarterien der Haifische. Ebendaselbst. XXXII. Bd. 1871.*

Huxley. *On the structure of the Skull and the Heart of Menobranchus lateralis. Proc. of the Zool. Soc. of London, 1874.*

Jacquart. *Mém. sur plusieurs points du système veineux abdominal du Caiman. Ann. des sc. nat. Tom. IV.*

— —. *Mém. sur les organes de la circulation chez le Python. Ebendaselbst.*

Ch. Julin. *Des origines de l'aorte et des carotides chez les poissons Cyclostomes. Communic. prélim. Anat. Anz. Jahrg. II. 1887.*

C. v. Kupffer. *Ueber die Entwicklung von Milz und Pankreas. Münch. medic. Abhandlungen. Arbeiten aus dem anatom. Institute. Herausgegeben von C. v. Kupffer und N. Rüdinger. VII. Reihe. 4. Heft. München 1892.*

J. Y. Mackay. *The development of the Branchial Arterial Arches in Birds etc. Philos. Transact. Royal Soc. of London. Vol. 179. 1888.*

J. P. Mall. *Die Blut- und Lymphwege im Dünndarm des Hundes. Abh. d. math.-phys. Classe der K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. XIV. No. III. Leipzig 1887.*

M. Marshall and **E. J. Bless.** *The Development of the Blood Vessels in the Frog. Studies from the Biologic. Laboratories of the Owen's College. Vol. II. Manchester 1890.*

F. Maurer. *Die Kiemen und ihre Gefässe bei anuren und urodelen Amphibien etc. Morphol. Jahrb. Bd. XIV.*

P. Mayer. *Ueber die Entwicklung des Herzens und der grossen Gefässstämme bei den Selachiern. Mittheil. aus d. zool. Station zu Neapel. VII. Bd. 1887.*

— —. *Ueber Eigenthümlichkeiten in den Kreislaufsorganen der Selachier. Ebendaselbst. VIII. Bd. 1888.*

J. Müller. *Ueber das Gefässsystem der Fische. Abhandlungen der Berliner Academie 1839.*

— —. *Ideen zur Vergleichung der Blutgefässstämme der verschiedenen Classen der Wirbelthiere. Ebendaselbst.*

— —. *Ueber die Wundernetze. Ebendaselbst.*

Nicolai. *Unters. über den Verlauf und die Vertheilung der Venen bei Vögeln, Amphibien und Fischen, besonders die Venen der Nieren betreffend. In: Isis, 1826.*

Nitsch. *Observationes de avium art. carotid. comm. Halle 1829.*

A. Oppel. *Unsere Kenntniss von der Entstehung der rothen und weissen Blutkörperchen. Centralbl. f. Allgem. Pathologie und patholog. Anatomie. III. Bd. 1892. (Zusammenfassendes Referat über die Arbeiten von 110 Autoren.)*

R. Owen. *On the structure of the Heart in the Perennibr. Transact. of the Zool. Soc. of London, 1835.*

Panizza. *Sulla Struttura del cuore e della circolazione del sangue del Crocodilus lucius. Bibliotheca italiana. LXX, 87.*

T. J. Parker. *On the Blood-vessels of Mustelus antarcticus etc. Philos. Transact. of the Royal Society. Vol. 177. 1886.*

W. N. Parker. *On the occasional Persistence of the Left Posterior Cardinal Vein in the Frog, with Remarks on the Homologies of the Veins in the Dipnoi. Proceed. Zoolog. Soc. of London, 1889.*

C. Rabl. *Ueber die Bildung des Herzens der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. XII. 1887.*

— —. *Ueber die Entwicklung des Venensystems bei Selachiern. Aus d. Festschrift zum 70. Geburtstage R. Leuckart's. Leipzig 1892.*

Rapp. *Ueber die Wundernetze. Meckel's Archiv, 1827.*

H. Rathke. *Ueber die Entwicklung der Arterien, welche bei den Säugethieren von den Bogen der Aorta ausgehen. Arch. f. Anat. u. Phys. 1843.*

— —. *Untersuch. über die Aortenwurzeln der Saurier. Denkschrift der Wiener Acad. vol. XIII. 1857.*

— —. *Ueber die Bildung der Pfortader und der Lebervenen bei Säugethieren. Meckel's Archiv. 1830.*

— —. *Ueber den Bau und die Entwicklung des Venensystems der Wirbelthiere. Bericht über das naturhist. Seminar der Univer. Königsberg. 1838.*

— —. *Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839.*

H. Rex. *Beitr. z. Morphologie der Hirnvenen der Elasmobranchier. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. 1891.*

— —. *Beitr. z. Morphologie der Hirnvenen der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1892.*

Ch. Robin. *Die zahlreichen Arbeiten dieses Autors über das Blut- und Lymphgefäss-System finden sich alle in der Arbeit von F. Hochstetter (Literaturverzeichniss) aufgeführt.*

C. Röse. *Zur Entwicklungsgeschichte des Säugethierherzens. Morphol. Jahrb. Bd. XV. 1889.*

— —. *Beitr. z. vergl. Anat. des Herzens der Wirbelthiere. Ebendaselbst. Bd. XVI. 1890.*

J. Rückert. *Ueber die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefässstämme bei Selachierembryonen. Biol. Centralbl. Bd. VII. 1888.*

Rusconi. *Descrizione anatomica degli organi della circolazione delle Larve delle Salamandre acquatiche. 1817.*

— —. *Développement de la Grénouille comm. 1826.*

— —. *Hist. nat., développement et metamorphose de la Salamandre terrestre. 1854.*

Sabatier. *Observations sur les transformations du système aortique dans la série des Vertébrés. Annal. d. sc. nat. Sér. 5. Tom. XIX.*

— —. *Études sur le coeur dans la série des Vertébrés. Montpellier et Paris 1873.*

P. und F. Sarasin. *Ergebnisse naturwiss. Forschungen auf Ceylon etc. II. Bd. 4. Heft. (Behandelt die Gefässverhältnisse von Epicrium glutinosum.)*

Schweigger-Seidel. *Das Herz. Stricker's Handb. der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871.*

W. B. Spencer. *Contrib. to our Knowledge of Ceratodus. Part 1. The Blood Vessels. Macleay Memorial. Volume 1892.*

J. W. Spengel. *Beitr. z. Kenntniss der Kiemen des Amphioxus. Zoolog. Jahrb. IV. Bd.*

Ph. Stöhr. *Conus arteriosus der Selachier und Ganoiden. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.*

H. Strahl und F. Carius. *Beitr. zur Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Körperhöhlen. Arch. f. Anat. und Physiol. 1889.*

A. Thomson. *Entwicklung des Gefässsystems im Fötus der Wirbelthiere. Edinburgh, New. philos. jour. vol. IX. 1830.*

J. Türstig. *Mitthlg. über die Entwicklung der primitiven Aorten nach Untersuchungen an Hühnerembryonen. Inaug.-Dissert. Dorpat 1886.*

A. Weismann. *Ueber die Muskulatur des Herzens beim Menschen und in der Thierreihe. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861.*

R. Wiedersheim. *Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.*

K. Wenckebach. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVIII. 1886. (Befasst sich unter Anderem mit der Entwicklung des Herzens und der Blutgefässe.)*

R. Zander und H. Stieda. *Persistenz des Urnierentheiles der linken Cardinalvene. Anat. Hefte, herausg. v. Merkel und Bonnet. I. Abth. Heft 4. 1892.*

H. E. Ziegler. *Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXX.*

— —. *Die Entstehung des Blutes der Wirbelthiere. Ber. der Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i/B. IV. Bd. 1889.*

— —. *Ueber die embryonale Anlage des Blutes bei den Wirbelthieren (Vortrag). Abgedr. in den Verhdlgen. d. Deutschen Zoolog. Gesellsch. 1892.*

Lymphgefäss-System.

H. Ayers. *Beitr. z. Anat. u. Phys. der Dipnoër. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII. N. F. XI. Bd. 1885.*

Bannwarth. *Untersuchungen über die Milz. I. Theil. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVIII. 1891.*

Barkow. *Der Winterschlaf. Berlin 1846. Bespricht die sogenannte Winterschlafdrüse verschiedener Thiere.*

Bojanus. *Anatome testudinis europaeae. Vilnae 1818—21.*

A. Budge. *Ueber Lymphherzen bei Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1882.*

— —. *Untersuch. über die Entwicklung des Lymphsystems beim Hühnerembryo. Arch. f. Anat. und Physiol. 1887.*

Th. Billroth. *Beiträge zur vergl. Histologie der Milz. Virchow's Archiv. Bd. XX u. XXIII. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI.*

Fohmann. *Das Saugadersystem der Wirbelthiere. I. Heft. Heidelb. 1827.*

— —. *Ueber die Verbindung der Saugadern mit den Venen.*

Frey. *Ueber die Lymphdrüsen und Lymphgefässe des Menschen und der Säugethiere. Leipzig 1861.*

Hyrtl. *Ueber die Kopf- und Caudalsinus der Fische etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1843.*

Hyrtl. *Ueber die Lymphherzen des Scheltopusik (Pseudopus Pallasii). Denkschr. d. Wiener Acad. Bd. I.*

G. Killian. *Ueber die Bursa und Tonsilla pharyngea. Morphol. Jahrb. Bd. XIV. 1888. (Enthält ein ausführl. Literaturverzeichniss.)*

F. Maurer. *Die erste Anlage der Milz und das erste Auftreten von lymphatischen Zellen bei Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. XVI. 1890.*

J. Meyer. *Systema amphib. lymphat. disquisitionibus novis examinatum. Berlin 1845.*

Mascagni. *Prodome d'un ouvrage sur le système des vaisseaux lymphatiques. Sienne 1874.*

— —. *Vasorum lymphaticorum corporis humani historia et iconographia. Senis 1784.*

W. Müller. *Ueber den feineren Bau der Milz. Leipzig 1865.*

J. Müller. *Ueber die Lymphherzen der Amphibien. Arch. für Anat. und Physiol. 1854.*

— —. *Ueber die Lymphherzen der Chelonier. Abhdl. der Berl. Acad. 1839.*

— —. *Ueber die Lymphgefässe der Myxinoiden. Ebendaselbst.*

Panizza. *Osservazioni anthropozootomiche-fisiologiche. Pavia 1830.*

— —. *Sopra il systema linfatic. dei rettili. Ricerche zootomiche. Pavia 1833.*

— —. *Ueber die Lymphherzen bei den Amphibien. Arch. f. Anat. und Physiol. 1834.*

Ranvier. *Leçons d'anatomie générale. Paris 1880.*

W. Rapp. *Ueber die Tonsillen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1839.*

v. Recklinghausen. *Die Lymphgefässe und ihre Beziehungen zum Bindegewebe. Berlin 1862.*

G. Retzius. *Biolog. Untersuchungen. N. F. I. No. 4. Ein sogen. Caudalherz bei Myxine glutinosa. Stockholm 1890.*

Rusconi. *Riflessioni sopra il systema linfat. dei rettili. Pavia 1845.*

— —. *Ueber die Lymphgefässe der Amphibien. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1843.*

Ph. C. Sappey. *Études sur l'appareille mucipare et sur le système lymphatique des poissons. Paris 1880.*

— —. *Description et iconographie des vaisseaux lymphatiques considérés chez l'homme et les vertébrés. Paris 1886.*

M. Schiff. *Remarques sur l'innervation des coeurs lymphatiques des Batraciens anoures. Tom. I. 1884 u. II. 1885.*

H. Stannius. *Ueber die Lymphherzen d. Vögel. Arch. f. Anat. u. Phys. 1843.*

L. Stieda. *Zur Histologie der Milz. Virchow's Arch. Bd. XXIV.*

Ph. Stöhr. *Zur Physiologie der Tonsillen.*

— —. *Ueber Mandeln und Balgdrüsen. Arch. f. pathol. Anat. Bd. XCVII. Heft 2.*

— —. *Ueber die peripheren Lymphdrüsen. Sitz.-Ber. der physic.-medic. Gesellsch. zu Würzburg. 1883.*

— —. *Ueber den Bau der Conjunctiva palpebrarum. Ebendaselbst. 1854.*

— —. *Ueber die Lymphknötchen des Darmes. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXIII. 1889. (Enthält ein ausführl. Literaturverzeichniss über die Lymphapparate des Darmsystems.)*

— —. *Die Entwicklung des adenoiden Gewebes, der Zungenbälge und der Mandeln des Menschen. Festschrift zur Feier des 50jähr. Doctor-Jubiläums von Nägeli und Kölliker. Zürich 1891.*

Teichmann. *Das Saugadersystem vom anatom. Standpunkte aus betrachtet.*

Valentin. *Ueber die Structur der Lymphherzen und Lymphgefässe. Arch. f. Anat. und Physiol. 1839.*

E. Weber. *Ueber das Lymphherz von Python tigris. Ebendaselbst. 1835.*

W. Weliky. *Ueber vielzählige Lymphherzen bei Salamandra macul. und Siredon piscif. Zool. Anz. No. VII, No. 183, 1884.*

R. Wiedersheim. *Ueber die mechanische Aufnahme der Nahrungsmittel in der Darmschleimhaut. Freiburger Festschrift zur 56. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte. 1883.*

Th. Zawarykin. *Ueber die Fettresorption im Dünndarm. Pflüger's Arch. f. d. gesammte Physiologie. Bd. XXXI. 1883.*

J. Zawarykin. *Ueber das Epithel der Tonsillen. Anat. Anz. IV. 1889.*

Vergl. auch noch die Lehrbücher der menschl. Anatom., die z. Th. (z. B. Quain-Hoffmann) reiche Literaturangaben über das Blut- und Lymphgefässsystem enthalten. Ebenso A. Ecker und R. Wiedersheim, Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—1882.

L. Urogenitalsystem.

Allgemeines.

G. Balbiani. *Leçons sur la génération des Vertébrés. Paris 1879.*

F. M. Balfour. *On the origin and history of the urogenital organs of Vertebrates. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. X. 1876.*

— —. *On the structure and development of the Vertebrate ovary. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XVIII. 1878.*

E. Ballowitz. *Zur Lehre von der Structur der Spermatozoën. Anat. Anz. I. Jahrg. 1886.*

— —. *Untersuchungen über die Structur der Spermatozoën etc. I. Theil: Die Spermatozoën der Vögel. III. Theil: Die Spermatozoën der Fische, Amphibien und Reptilien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXII, 1888 resp. Bd. XXXVI, 1890.*

— —. *Fibrilläre Structur und Contractilität. Verhdl. d. Anat. Gesellsch. 1889, und Pflüger's Arch. f. die gesammte Physiologie. Bd. 46. Heft 8/9.*

— —. *Die innere Zusammensetzung des Spermatozoënkopfes der Säugethiere. Centralbl. f. Physiol. 1891. Heft 3.*

— —. *Die Bedeutung der Valentin'schen Querbänder am Spermatozoënkopf der Säugethiere. Arch. f. Anat. und Physiol. 1891.*

— —. *Weitere Beobacht. über den feineren Bau der Säugethierspermatozoën. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. LII. 1891.*

J. Beard. *The Origin of the segmental duct in Elasmobranchs. Anat. Anz. II. Jahrg. 1887.*

C. Benda. *Untersuch. über den Bau des functionirenden Samencanälchens einiger Säugethiere, und Folgerungen für die Spermatogenese dieser Wirbelthierklasse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXX. 1887.*

— —. *Die neuesten Publicationen auf dem Gebiete der Samenlehre. Krit. Studie. Internat. Centralbl. für die Physiol. und Pathol. der Harn- und Sexual-Organe. Bd. I. Heft 1.*

E. van Beneden. *De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire etc. Bull. Ac. roy. belgique, Vol. XXXVII, 1874.*

— —. *Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand. u. Leipzig, 1883.*

D. Biondi. *Die Entwicklung der Spermatozoiden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXV. 1885. (Enthält die wichtigsten Literaturangaben über die Spermatogenese.)*

R. Bonnet. *Ueber die ektodermale Entstehung des Wolff'schen Ganges bei den Säugethieren. Münch. Medic. Wochenschrift. No. 30. Jahrg. 1887.*

Th. Boveri. *Ueber die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern beim Amphioxus. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.*

A. v. Brunn. *Beiträge zur Kenntniss der Samenkörper und ihrer Entwicklung bei Säugethieren und Vögeln. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIII. 1883.*

W. J. Burnett. *Researches on the Development and intimate Structure of the Renal Organs of the four Classes of the Vertebrates. American. Journ. of sciences and arts. II. Ser. Vol. XVII.*

V. v. Ebner. *Unters. über den Bau der Samencanälchen und die Entwicklung der Spermatozoiden bei den Säugethieren und beim Menschen. 1872.*

— —. *Zur Spermatogenese der Säugethiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI. 1888. (Enthält die gesammte einschlägige Literatur.)*

Th. Eimer. *Unters. über den Bau und die Bewegung der Samenfäden. Verhdl. d. phys.-medic. Gesellsch. in Würzburg. N. F. VI. Bd.*

W. Flemming. *Die ektoblastische Anlage des Urogenitalsystems beim Kaninchen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1886.*

— —. *Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatozoën bei Salamandra macul. Ebendas. Bd. XXXI. 1887.*

M. Fürbringer. *Zur vergl. Anatomie und Entw.-Geschichte der Excretionsorgane der Vertebraten. Morphol. Jahrb., Vol. IV, 1878. (Enthält überdies noch ein ausführliches Literaturverzeichniss über die Excretionsorgane der Wirbelthiere.)*

W. Haacke. *Ueber die Entstehung des Säugethiers. Biol. Centralbl. Bd. VIII. 1888.*

A. C. Haddon. *Suggestion respecting the epiblastic Origin of the Segmental Duct. Scient. Proceed. Royal Dubl. Soc. N. S. Vol. 5. 1887.*

R. Heidenhain. *Mikrosk. Beitr. zur Anat. u. Physiol. der Niere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. 1874.*

V. Hensen. *Physiologie der Zeugung. Handbuch der Physiologie von L. Hermann. Bd. VI. 2. Th.*

F. Hermann. *Beitr. zur Histologie des Hodens (behandelt Salamandra und Maus). Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV. 1889.*

O. Hertwig. *Vergleich von Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1890.*

C. K. Hoffmann. *Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschr. f. wissench. Zool. Bd. XLIV. 1886.*

J. Janosik. *Bemerk. über die Entwickl. d. Genitalsystems. K. K. Akad. d. Wissensch. Wien 1890. Bd. XCIX. Abth. III.*

O. Jensen. *Die Structur der Samenfäden. Bergen 1879.*

N. Kleinenberg. *Ueber die Entstehung der Eier bei Eudendrium. Zeitschrift f. wissensch. Zool., Bd. XXXV, 1881.*

A. Kölliker. *Zur Bedeutung der Zellenkerne für die Vorgänge der Vererbung. Zeitschr. f. wissensch. Zool., XLII. Bd. 1885.*

J. Kollmann. *Ueber Verbindungen zwischen Coelom und Nephridium. Festschrift zur Feier des 300jähr. Bestehens der Univers. Würzburg 1882.*

La Valette St. George. *Der Hoden. Abschnitt in dem Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere. Herausgeg. von S. Stricker. Leipzig 1871. (Vergl. auch zahlreiche übrige Abhandlungen dieses Autors über Spermatogenese im Arch. für mikroskop. Anat.)*

Lereboullet, *Rech. sur l'anatomie des organes génitaux des animaux vertébrés. Nov. act. Acad. Leop.-Car. etc. 1851.*

H. Ludwig. *Ueber die Eibildung im Thierreiche. Arb. aus dem zool.-zootom. Institut zu Würzburg. Bd. I. 1874.*

E. Martin. *Ueber die Anlage der Urniere beim Kaninchen. Arch. f. Anat. und Physiol. 1888.*

G. J. Martin-Saint-Ange. *Étude de l'appareil réproducteur dans les cinq classes d'animaux vertébrés etc. Paris 1854.*

H. Meckel. *Zur Morphologie der Harn- und Geschlechtswerkzeuge der Wirbelthiere etc. Halle 1884.*

V. v. Mihalcovics. *Entw. des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. I. Der Excretionsapparat. II. Die Geschlechtsgänge. III. Die Geschlechtsdrüsen. Internat. Monatsschrift für Anat. u. Hist. Bd. II. 1885.*

Charles Sedgwick Minot. *A sketch of comparative Embryology. The History of the Gonoblasts and the theory of sex. Americ. Naturalist. February 1880. Einen Auszug davon enth. das Biolog. Centralblatt, No. 12, Bd. II.*

K. Mitsukuri. *The ectoblastic Origin of the Wolffian Duct in Chelonia. Zool. Anz. XI. Jahrg. 1888.*

Joh. Müller. *Bildungsgeschichte der Genitalien etc. Düsseldorf 1830.*

W. Nagel. *Das menschliche Ei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI. 1888.*

J. v. Perényi. *Entwicklung des Amnion, Wolff'schen Ganges und der Allantois bei den Reptilien. Zool. Anz. XI. Jahrg. 1888.*

H. Rathke. *Beobachtungen und Betrachtungen über die Entwicklung der Geschlechtswerkzeuge bei den Wirbelthieren. Neue Schriften d. naturforsch. Gesellsch. in Danzig. Bd. I. 1825.*

G. Retzius. *Zur Kenntniss der Spermatozoën. Biol. Untersuchungen. Stockholm. 1881.*

— —. *Zur Kenntniss vom Bau des Eierstockeies und des Graaf'schen Follikels. Hygiea. Festband No. 2. 1889.*

J. Rückert. *Entwicklung der Excretionsorgane. In „Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte", herausgegeben von Fr. Merkel und R. Bonnet. Wiesbaden 1892.*

G. Ruge. *Vorgänge am Eifollikel der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. XV. Bd. 1889. (Enthält auch die Literatur über die Rückbildungsvorgänge am Ovarial-Ei.)*

O. Schultze. *Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibien-Eies. I. Abhdlg. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XLV. 1887. (Enthält unter Anderem werthvolle Literaturangaben über die Befruchtungslehre im Allgemeinen.)*

R. Semon. *Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzirung zum Hoden. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. XXI. Bd. N. F. XIII 1887. (Enthält ein ausführl. Referat über die Literatur der Geschlechtsorgane.)*

— —. *Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Dargelegt an der Entwicklung dieses Organsystems bei Ichthyophis glutinosus. Jenaische Zeitschr. Bd. XXVI. 1891.*

C. Semper. *Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für die übrigen Wirbelthiere. Arbeiten a. d. zool.-zootom. Institut zu Würzburg. Bd. II, 1875.*

— —. *Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen. Ebendaselbst, Bd. II. (Enthält eine grosse Literaturübersicht, und dies gilt auch für die gleich zu nennende Arbeit von W. Waldeyer.)*

B. Solger. *Beitr. z. Kenntniss der Niere und besonders der Nierenpigmente niederer Wirbelthiere. Abhdl. der naturforsch. Gesellsch. zu Halle. Bd. XV, 1882.*

— —. *Eierstock und Ei. Leipzig 1870.*

Graf **F. Spee.** *Ueber directe Betheiligung des Ektoderms an der Bildung der Urnierenanlage des Meerschweinchens. Arch. f. Anat. u. Phys. 1884.*

— —. *Ueber weitere Befunde zur Entwicklung der Urniere. Mittheil. des Vereins Schleswig-Holstein. Aerzte. Heft 11,2. 1886.*

W. Waldeyer. *Bau und Entwicklung der Samenfäden. (Referat.) Anat. Anzeiger. II. Jahrg. 1887. (Enthält eine erschöpfende Literaturübersicht über die Spermatogenese.)*

— —. *Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. f. mikr Anat. Bd. XXXII. 1888.*

— —. *Eierstock und Ei. Leipzig 1870.*

A. Weismann. *Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Mit Atlas. Jena 1883.*

— —. *Ueber die Dauer des Lebens. Jena 1882.*

— —. *Ueber die Vererbung. Jena 1883.*

— —. *Ueber Leben und Tod. Jena 1884.*

— —. *Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen. Biolog. Centralbl. Bd. IV. 1885.*

— —. *Die Continuität des Keimplasmas. Jena 1885.*

— —. *Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung. Jena 1886.*

— —. *Amphimixis, Jena 1891.*

— —. *Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.*

J. W. van Wijhe. *Die Betheiligung des Ektoderms an der Entwicklung des Vornierenganges. Zool. Anz. IX. Jahrg. 1886.*

— —. *Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystemes bei Selachiern. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXIII, 1889.*

Fische.

a) Amphioxus, Cyclostomen.

Th. Boveri. *Ueber die Niere des Amphioxus. Münchener Medicin. Wochenschrift, 1890. No. 26.*

— —. *Ueber die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern beim Amphioxus. Anat. Anz. VII. Jahrg. 1892.*

— —. *Die Nierencanälchen des Amphioxus. Ein Beitrag zur Phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Zoolog. Jahrb. Abtheil. f. Anatomie und Ontogenie der Thiere. V. Bd. 1892.*

E. Calberla. *Der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXX, 1877.*

J. T. Cunningham. *On the Structure and development of the reproductive Elements in Myxine glutinosa. Quart. Journ. of microscop. Science. Vol. XXVII. N. Ser. 1887.*

J. C. Ewart. *Note on the abdominal pores and urogenital sinus of the Lamprey. Journ. of anat. and physiol. Vol. X, 1876.*

G. B. Howes. *On the Affinities, Inter-Relationships and Systematic Position of the Marsipobranchii. Trans. Biol. Soc. Liverpool. Vol. VI. 1892.*

H. Jungersen. *Beitr. zur Kenntniss der Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen. Arb. aus d. Zoolog.-zootom. Inst. zu Würzburg. IX. Bd. 1889.*

C. Kupffer und Benecke. *Der Vorgang der Befruchtung am Eie der Neunaugen. Festschr. zur Feier von Th. Schwann. Königsberg 1878.*

Fr. Meyer. *Ueber die Nieren der Flussneunaugen (Petromyzon fluviatilis). Centralbl. f. d. medic. Wissensch. 1876, No. 2.*

A. Müller. *Ueber die Befruchtungserscheinungen im Ei der Neunaugen. Verhdl. d. Königsb. physik.-ökonom. Gesellsch. 1864.*

J. Müller. *Unters. über die Eingeweide der Fische. Abhdl. d. K. Acad. d. Wissensch. Berlin 1845.*

W. Müller. *Ueber das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Jenaische Zeitschr., Bd. IX, 1875.*

— —. *Ueber die Persistenz der Urniere bei Myxine glutinosa. Ebendas. Bd. VII, 1873.*

F. Nansen. *A Protandric Hermaphrodite (Myxine glutinosa, L.) amongst the Vertebrates. Bergens Museums Aarsberetning for 1887. Bergen 1888.*

Rückert. *Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern. Arch. f. Anat. und Physiol. 1888.*

A. Schneider. *Beitr. zur vergl. Anatomie und Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1879.*

W. B. Scott. *Beiträge zur Entwicklung der Petromyzonten. Morph. Jahrbuch, Bd. VII. 1881.*

b) Selachier.

F. M. Balfour. *A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London. 1878.*

La Valette St. George. *Diss. de spermatosomatum evolutione in Plagiostomis. Festschr. Bonn 1878.*

H. Bolau. *Ueber die Paarung und Fortpflanzung der Scylliumarten. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXXV. 1882.*

K. Petri. *Die Copulationsorgane der Plagiostomen. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXX.*

Rückert. *Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern. Arch. f. Anat. und Physiol. 1888.*

A. Schulty. *Zur Entwicklung des Selachiereies. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. 1875.*

C. Semper. *Das Urogenitalsystem der Plagiostomen etc. Arb. a. d. zool.-zoot. Institut der Univ. Würzburg. Bd. II. 1875.*

Turner. *Addit. Observ. on the Anatomy of the Grunland Shark (Laemargus borealis). Journ. of Anat. and Physiol. Vol. VIII.*

J. W. van Wijhe. *Ueber die Entwicklung des Excretionssystemes und anderer Organe bei Selachiern. Anat. Anz. II. Jahrg. 1888.*

— —. *Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIII. 1889.*

c) Ganoiden und Teleostier.

F. M. Balfour. *On the nature of the organ in adult Teleosteans and Ganoids, which is usually regarded as the Head-Kidney or Pronephros. Quart. Journ. of Mic. Science. July and Januar 1882.*

F. M. Balfour and W. N. Parker. *On the Structure and Development of Lepidosteus. Philos. Transact. of the Royal Society. — Part. II, 1882. (Enthält auf pag. 411 bis 424 eine ausgezeichnete Darstellung des Urogenital-Apparates.)*

J. Brock. *Beitr. zur Anat. und Histol. der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Morphol. Jahrb. Bd. IV. 1878.*

— —. *Ueber Anhangsgebilde des Urogenitalapparates von Knochenfischen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV. 1887.*

Dufossé. *De l'hermaphrodisme chez le Serran. Annal. de sc. nat. IV. Sér. tome V. Paris 1856.*

C. Emery. *Zur Morphologie der Kopfniere der Teleostier. Biol. Centralbl. Bd. I. 1881 bis 82.*

C. Emery. *Studi intorno allo sviluppo ed alla morfologia del rene dei Teleostei. Mem. Accad. Lincei. Anno 279. Mem. vol. 13.*

S. Grosglik. *Zur Morphologie der Kopfniere der Fische. Zool. Anz. Jahrg. VIII. No. 207. 1885.*

— —. *Zur Frage über die Persistenz der Kopfniere der Teleostier. Zool. Anz. Jahrg. IX. 1886.*

O. Hermes. *Ueber reife männl. Geschlechtstheile des Seeals (Conger vulgaris) und einige Notizen über den männlichen Flussaal (Anguilla vulgaris). Zool. Anz. Jahrg. IV. 1881.*

G. B. Howes. *On some Hermaphrodite Genitalia of the Codfish (Gadus morrhua), with Remarks upon the Morphology and Phylogeny of the Vertebrate Reproductive System. Linnean Society's Journal-Zoology. Vol. XXIII. 1891.*

J. Hyrtl. *Beitr. z. Morphol. der Urogenitalorgane der Fische. Denkschr. d. Wien. Acad. d. Wiss. I. 1850.*

— —. *Ueber den Zusammenhang der Geschlechts- und Harnwerkzeuge bei den Ganoiden. Denkschr. d. Wien. Acad. d. Wiss. VIII. 1854.*

— —. *On the Arrangement of the Living Fishes, as based upon the Study of their Reproductive System. Cardiff Meeting of the British Association. 1891.*

H. v. Jhering. *Zur Kenntniss der Gattung Girardinus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII. 1883.*

H. Jungersen. *Beitr. zur Kenntniss der Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen. Arb. aus d. Zool.-Zootom. Institut zu Würzburg. IX. Bd. 1889.*

C. Kupffer. *Beobachtung über die Entwicklung der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV. 1868.*

J. Mac Leod. *Rech. sur l'appareil reproducteur des poissons osseux. Bull. Acad. sc. Belgique. 50 Ann., 3. Sér., Tom. 1.*

— —. *Rech. sur la structure et le développement de l'appareil reproducteur femelle des Teléostiens. Arch. de Biolog. II.*

K. Möbius. *Ueber die Eigenschaften und den Ursprung der Schleimfäden des Seestichlingnestes. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XXV. 1885.*

Oellacher. *Beitr. zur Entw. der Knochenfische. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXIII.*

Ph. Owsiannikow. *Studien über das Ei, hauptsächlich bei den Knochenfischen. Mém. de l'Acad. imp. des sciences de St. Pétersbourg. VII. Série. Tome XXXIII., No. 4. 1885.*

H. Rathke. *Ueber die Geschlechtstheile der Fische. Neueste Schrift. d. naturf. Gesellsch. z. Danzig. Bd. I. Heft 3. Halle 1824. (Auch seperat in: Beiträge zur Geschichte der Thierwelt. II. Halle 1824. p. 117.)*

— —. *Zur Anatomie der Fische. Arch, f. Anat. und Physiol. 1836.*

A. Rosenberg. *Unters. über die Entwicklung der Teleostierniere. Dorpat 1867.*

F. Stuhlmann. *Zur Kenntniss des Ovariums der Aalmutter (Zoarces viviparus Cuv.) „Abhandl. aus dem Gebiete der Naturwissenschaften". Bd. X. Festschrift zur Feier 50jähr. Bestehens des Naturwissensch. Vereins zu Hamburg. Hamburg 1887.*

Syrski. *Ueber die Reprod.-Organe des Aals. Sitz.-Ber. der Wien. Acad. der Wissensch. Bd. LXIX. Abthl. 1.*

C. Vogt. *Embryologie des Salmones. Neuchâtel 1842.*

Vogt et Pappenheim. *Rech. sur l'anatomie comparée des organes de la génération chez les animaux vertébrés. Première partie: Des organes de la génération des poissons. Ann. d. sc. nat. IV. Sér. tome 11. 1859.*

M. Weber. *Ueber Hermaphroditismus bei Fischen. Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging 1884. 1887.*

Dipnoër.

H. Ayers. *Beitr. zur Anat. u. Physiol. der Dipnoër. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII. N. F. XI. Bd. 1885.*

E. Beddard. *The ovarian ovum of Lepidosiren (Protopterus). Zool. Anz. Jahrg. IX. No. 225 und 226. 1886.*

— —. *Observat. on the Ovarium Ovum of Lepidosiren (Protopterus). Proceed. Zool. Society of London. 1886.*

A. Günther. *Descript. of Ceratodus. Philos. Transact. Vol. 161. London 1872.*

J. Hyrtl. *Lepidosiren paradoxa. Abhandl. der Königl. Böhm. Gesellsch. d. Wiss. V. Folge, 3. Bd., pag. 605 ff.*

Amphibien.

F. G. Bidder. *Vergl. anat. und histol. Unters. über die männl. Geschlechts- und Harnwerkzeuge der nackten Amphibien. Dorpat 1846.*

R. Blanchard. *Sur les glandes cloacales et pelviennes et sur la papille cloacale des Batraciens Urodèles. Zool. Anz. Jahrg. IV. 1883.*

S. P. Clarke. *The early development of the Wolffian Body in Amblystoma punctatum. Stud. Biol. Laborat. John's Hopk. Univ. vol. II. No. 1.*

C. L. Duvernoy. *Fragments s. les Organes génito-urinaires des Reptiles etc. Mém. Acad. Sciences. Paris. Vol. XI. 1851.*

H. H. Field. *The development of the Pronephros and Segmental Duct in Amphibia. Bull. Mus. Comparat. Zoöl. Harvard College. Vol. XXI. No. 5. 1891. (Enthält ein grosses Literaturverzeichniss.)*

— —. *Ueber streng metamere Anlage der Niere bei Amphibien (Vortrag). Abgedr. i. d. Verhandl. d. Deutschen Zoolog. Gesellsch. 1892.*

M. Fürbringer. *Zur Entw. der Amphibienniere. Heidelberg 1877. Morphol. Jahrb. IV. Bd. 1878.*

A. E. Giles. *Development of the Fat-bodies in the Frog: a Contribution to the History of the Pronephros. Quart. Journ. of microscop. Science 1888, und in Studies from the Biological Laboratories of the Owen's College. Vol. II. Manchester 1890.*

A. Götte. *Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.*

R. Heidenhain. *Mikr. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Nieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X.*

— —. *Beitrag zur Kenntniss der Topographie und Histologie der Cloake und ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890.*

E. Knappe. *Das Bidder'sche Organ, ein Beitrag zur Kenntniss der Anatomie, Histologie und Entw.-Gesch. der Geschlechtswerkzeuge einiger Amphibien, besonders der einheimischen Bufoniden. Morph. Jahrb. Bd. XI. 1886.*

H. Lebrun. *Recherches sur l'appareil génital femelle de quelques Batraciens indigènes. „La Cellule", t. VII, 2. fascicule 1891.*

F. Leydig. *Lehrbuch der Histologie etc. Frankfurt 1857.*

— —. *Anat.-histol. Unters. über Fische und Reptilien. Berlin 1853.*

Milnes Marshall. *On certain abnormal conditions of the reproductive organs in the frog. Journal of Anatomy and Physiolog. Bd. XVIII. 1885.*

M. Marshall and **E. J. Bles.** *The development of the Kidneys and Fat-bodies in the Frog. Studies from the Biolog. Laboratories of the Owens College. Vol. II. Manchester 1890.*

F. Meyer. *Anat. des Urogenitalsystems der Selachier und Amphibien. Sitzungsber. der naturf. Ges. zu Leipzig 1875.*

S. Mollier. *Ueber die Entstehung des Vornierensystems bei Amphibien. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jahrg. 1890.*

J. Müller. *Ueber d. Wolff. Körper bei den Embryonen der Frösche und Kröten. Meckel's Arch. f. Anat. u. Phys. 1829.*

M. Nussbaum. *Ueber die Endigung der Wimpertrichter in der Niere der Anuren. Zool. Anz. Bd. III. 1880.*

— —. *Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XXVII. 1886. (Enthält auch werthvolle Notizen über das Gefässsystem der Amphibienniere.)*

H. Rathke. *Bemerk. über mehrere Körpertheile der Coecilia annulata. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1853.*

A. Schneider. *Ueber die Müll. Gänge der Urodelen und Anuren. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1876.*

E. Selenka. *Der embryonale Excretionsapparat des kiemenlosen Hylodes Martinicensis. Sitzungsber. d. K. Acad. d. Wissensch. zu Berlin 1882.*

R. Semon. *Ueber die morphol. Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältniss zur Vor-*

niere und Nebenniere und über ihre Verbindung mit dem Genitalsystem. Anat. Anz. V. Jahrg. 1890. (Behandelt die Verhältnisse bei Gymnophionen.)

R. Semon. *Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Dargelegt an der Entwicklung dieses Organsystems bei Ichthyophis glutinosus. Jenaische Zeitschr. Bd. XXVI. 1891.*

J. W. Spengel. *Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arb. a. d. zool.-zoot. Institut der Univ. Würzburg. Bd. III. 1876.*

v. La Valette St. George. *Die Spermatogenese bei den Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.*

von Wittich. *Harn- und Geschlechtswerkzeuge der Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IV. 1853.*

R. Wiedersheim. *Salamandrina persp. Genua 1875.*

— —. *Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.*

E. Zeller. *Ueber die Befruchtung bei Urodelen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIX. 1890.*

Reptilien.

J. E. V. Boas. *Zur Morphologie der Begattungsorgane der amnioten Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. 1891.*

Bojanus. *Anatome Testudinis Europaeae.*

M. Braun. *Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Arb. a. d. zool.-zoot. Institut. Bd. IV. Würzburg 1877.*

— —. *Entwicklung des Wellenpapageis. Ebendaselbst Bd. V.*

J. Clark. *Embryology of the Turtle. In: Agassiz' Contrib. to the Nat. Hist. of the United States of North-America. Vol. II. Boston 1857.*

Th. Eimer. *Unters. über die Eier der Reptilien. I. II. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII. 1872.*

Gadow. *Rem. on the Cloaka and the Cop. Org. of the amniota. Philos. Trans. Vol. 178.*

C. K. Hoffmann. *Zur Entw.-Geschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien. Z. f. wiss. Zool. XLVIII. Bd. 1889.*

G. B. Howes. *On the vestigial structures of the reproductive apparatus in the male of the Green Lizard. Journ. of Anat. u. Physiol. Vol. XXI (N. S. Vol. I). 1887.*

Lereboullet. *Rech. sur le développement du lézard. Annal. d. sc. nat. Zool. Tome XVII.*

F. Leydig. *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.*

C. Kupffer und Benecke. *Die ersten Entwicklungsvorgänge am Ei der Reptilien. Königsberg 1878.*

— —. *Die Entstehung der Allantois und die Gastrula der Wirbelthiere. Zool. Anz. Bd. II. 1879.*

V. v. Mihalcovics. *Vergl. die allgem. Uebersicht über das Urogenitalsystem.*

H. Rathke. *Entw.-Gesch. der Natter. Königsberg 1839.*

— —. *Entw.-Gesch. der Schildkröten. Braunschweig 1848.*

— —. *Unters. über die Entwicklung und den Körperbau der Crocodile. Braunschweig 1866.*

M. Sacchi. *Contribuzione all' Istologia dell' ovidotto dei Sauropsidi. Atti Soc. Ital. di Sc. Nat. Vol. XXX. Milano 1887.*

B. Solger. *Zur Kenntniss der Crocodilierniere und der Nierenfarbstoffe niederer Wirbelthiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLI. 1885.*

H. Strahl. *Ueber die Entw. des Canalis myeloentericus und der Allantois der Eidechse. Arch. f. Anat. und Physiol. 1881.*

— —. *Vergl. dessen vorläufige Mittheilungen über dasselbe Thema in den Sitzungsber. d. Gesellsch. z. Beförderung d. gesammten Naturwissensch., Marburg, Nov. u. Dec. 1880.*

— —. *Ueber Canalis neurentericus und Allantois. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1883.*

R. Wiedersheim. *Zur Anat. und Physiol. des Phyllodactylus europaeus etc. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.*

— —. *Ueber die Entwicklung des Urogenitalapparates bei Crocodilen und Schildkröten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1890.*

J. W. van Wijhe. *Bydrage to te Kennis van het Uro-genital-System by de Schildpadden. In: Nederl. tydschrift der Dierkundige Vereenigung. Bd. V. 1880.*

Vögel.

F. M. Balfour und **A. Sedgwick**. *On the existence of a head-kidney in the embryo Chick etc. Quart. Journ. of Micr. Science vol. XIX. 1879.*

E. van Beneden. *Contrib. à la connaissance de l'ovaire des Mammifères. Vol. I. 1880.*

J. E. V. Boas. *Zur Morphologie der Begattungsorgane der amnioten Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. XVII. 1891.*

Th. Bornhaupt. *Unters. üb. d. Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Inaug.-Diss. Riga 1867.*

A. v. Brunn. *Die Rückbildung nicht ausgestossener Eierstockseier bei den Vögeln. In: Festschr. f. J. Henle. 1882.*

J. Dansky und **J. Kostenitsch**. *Ueber die Entwicklung der Keimblätter und des Wolff'schen Ganges im Hühnerei. Mém. Acad. Imp. Pétersbourg, VII. Sér. vol. XXVII. 1880.*

W. Felix. *Die erste Anlage des Excretionssystems des Hühnchens. Festschrift z. 50jähr. Doctor-Jubiläum von Nägeli und Kölliker. Zürich 1891. (Enthält ein ausführliches Literatur-Verzeichniss sowie eine Zusammenfassung der Resultate früherer Arbeiten in der gesammten Wirbelthierreihe.)*

E. Gasser. *Beitr. z. Entwicklungsgeschichte der Allantois, der Müller'schen Gänge und des Afters. Frankfurt 1874.*

— —. *Beobacht. üb. d. Entstehung des Wolff'schen Ganges bei Embryonen von Hühnern und Gänsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.*

— —. *Beitr. z. Entwicklung des Urogenitalsystems der Hühner-Embryonen. Sitzungsber. d. Gesellsch. z. Beförderung der gesammten Naturwissensch. Marburg 1879.*

— —. *Die Entstehung der Cloakenöffnung bei Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1880.*

— —. *Das obere Ende des Wolff'schen Ganges. Sitzungsber. der Gesellsch. zur Beförderung der gesammten Naturwiss. zu Marburg 1878, S. 52. (Sept.-Abdr.)*

C. K. Hoffmann. *Étude sur le développement de l'appareil uro-génital des oiseaux. Verhdl. d. K. Akad. d. Wissensch. zu Amsterdam. (2. Sectie, Deel I. No. 4. 1892.)*

R. Kowalevski. *Die Bildung der Urogenitalanlage bei Hühnerembryonen. Warschau 1875.*

C. Kupffer. *Unters. über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtssystems. Arch. f. mikr. Anat. II. 1866.*

V. v. Mihalcovics. *Vergl. die allgemeine Uebersicht über das Urogenitalsystem.*

Joh. Müller. *Erectile männliche Geschlechtsorgane der straussenartigen Vögel etc. Berlin 1836.*

W. Romiti. *Die Bildung des Wolff'schen Ganges beim Hühnchen. Centralbl. f. d. medic. Wissenssh. 1873. No. 31.*

— —. *Bau und Entwicklung des Eierstockes und des Wolff'schen Ganges. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. 1873.*

A. Sedgwick. *Development of the Kidney in its relation to the Wolffian body in the Chick. Quart Journ. of micr. Science. Vol. XX. 1880.*

— —. *On the development of the structure known as the glomerules of the head-kidney in the Chick. Ebendaselbst. Vol. XX. 1880.*

— —. *Early development of the Wolffian duct and anterior Wolffian tubules in the Chick; with some remarks on the vertebrate excretory system. Ebendaselbst. Vol. XXI. 1881.*

R. Semon. *Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzirung zum Hoden. Jenaische Zeitschrift f. Naturw. XXI. Bd. N. F. XIII. 1887. (Enthält ausführliches Referat über die Literatur der Geschlechtsdrüsen der Vertebraten.)*

E. Siemerling. *Beitr. zur Embryologie der Excretionsorgane des Vogels. Inaug.-Dissert. Marburg 1882.*

A. Tichomiroff. *Androgynie bei den Vögeln. Anat. Anz. III. Jahrg. 1888. (Dasselbe findet sich weiter ausgeführt (Russisch) in den Arbeiten des Laboratoriums des zoolog. Museums an der Universität Moskau unter dem Titel: „Zur Frage über den Hermaphroditismus bei den Vögeln.")*

Vergl. auch die Lehrbücher von His, Foster u. Balfour, Kölliker etc.

Säuger.

J. A. Amann jr. *Beitr. z. Morphologie der Müller'schen Gänge und über accessorische Tubenostien. Arch. f. Gynäkol. Bd. XLII. Heft 1. 1892.*

R. Arndt. *Beitr. z. Anat. und Entwickl.-Geschichte des Ruthenknochens. (Inaug.-Dissert. Erlangen 1889.)*

H. Beauregard et Boulart. *Recherches sur les appareils génito-urinaires des Balaenides. Tome. XVIII.*

F. E. Beddard. *Remarks on the Ovary of Echidna. Proceed. Royal Physical Society, Edinburgh 1885.*

E. van Beneden. *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand, Leipzig und Paris 1883.*

Th. Bischoff. *Vergl. anat. Untersuchungen über die äusseren weibl. Geschlechtsorgane des Menschen und der Affen. Abhdl. d. K. Baier. Acad. d. Wissensch. XIII. 2. und 3.*

Blanchard. *Études sur la stéatopygie et le tablier des femmes Boschimanes. Bull. Soc. Zoolog. de France VIII. p. 1883.*

R. Bonnet. *Ueber die ektodermale Entstehung des Wolff'schen Ganges bei den Säugethieren. in Sitz.-Ber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Phys. in München, 3. Jahrg. 1887, Heft 2.*

A. Brass. *Beitr. zur Kenntniss des weibl. Urogenitalsystems der Marsupialier. Inaug.-Dissert. Leipzig 1880.*

G. Cattaneo. *Sugli organi riproduttori femminili dell' Halmaturus Benetti Gould. Milano 1882.*

V. v. Ebner. *Unters. über den Bau der Samenkanälchen und die Entwicklung der Spermatozoiden bei Säugethieren und beim Menschen. Unters. aus d. Instit. f. Physiologie und Histologie in Graz v. A. Rollet. 2. Heft. 1871.*

Th. Egli. *Beitr. z. Anatomie und Entwicklung der Geschlechts-Organe. I. Zur Entw. des Urogenitalsystems beim Kaninchen. Inaug.-Dissert. Zürich 1876.*

J. J. Fletcher. *On the existence after parturation of a direct Communication between the median vaginal cul-de-sac and the urogenital canal, in certain Species of Kangaroos. Proc. Linn. Soc. N. S. W. Vol. VI. 1881. p. 796.*

— —. *On some points in the Anatomy of the Urogenital Organs in Females of certain species of Kangaroos Part. I., Proc. Linn. Soc. N. S. W. Vol. VII. 1882. p. 640. part. II. ibd. Vol. 1883. p. 6.*

Th. Gilbert. *Das Os priapi der Säuger. Morphol. Jahrb. Bd. VIII. 1892.*

W. Haacke. *„Meine Entdeckung des Eierlegens der Echidna hystrix." Zoolog. Anzeiger. VII. Jahrg. No. 182. 1884.*

C. Hasse. *Die Wanderung des menschl. Eies. Zeitschr. f. Geburtshilfe und Gynäkologie. Bd. XXII. Heft 2.*

V. Hensen. *Beobacht. über die Befruchtung und Entwicklung des Meerschweinchens und Kaninchens. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875.*

A. Jarisch. *Ueber die Schlagadern des menschlichen Hodens. Ber. d. naturw. Vereins zu Innsbruck. 1889.*

H. Kapff. *Unters. über das Ovarium und dessen Beziehungen zum Peritoneum. Arch. f. Anat. und Entwicklungsgeschichte. 1872.*

O. Katz. *Zur Kenntniss der Bauchdecke und der mit ihr verknüpften Organe bei den Beutelthieren. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 36. 1882.*

F. Keibel. *Zur Entwicklungsgeschichte der Harnblase. Anat. Anz. VI. Jahrg. 1891.*

H. Klaatsch. *Ueber den Descensus testiculorum. Morphol. Jahrb. XVI. Bd. 1890.*

Kocks (und **Wasilieff**). *Ueber die Gartner'schen Canäle beim Weib. Arch. f. Gynäkol. 1883.*

C. Kupffer. *Unters. über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtssystems. Arch. f. mikr. Anat. Bd. I. 1865 u. Bd. II. 1866.*

A. Kölliker. *Ueber die Entwicklung d. Graaf'schen Follikel der Säugethiere. Verhdlg. d. phys.-med. Gesellsch. in Würzburg. Bd. VII. 1875.*

Landwehr. *Hermann's Physiologie (Abschnitt: Die Zeugung. Bearbeitet von Hensen).*

P. Langhans. *Ueber die accessorischen Drüsen der Geschlechtsorgane. Virch. Archiv. Bd. LXI.*

Lataste. *Sur le bouchon vaginal des Rongeurs. Zoolog. Anz. von Carus. Jahrg. VI. 1883.*

J. J. Lister and **J. J. Fletcher.** *On the Condition of the median portion of the Vaginal-Apparatus in the Makropodidae. P. Z. S. 1881. p. 976.*

W. Messing. *Anat. Unters. über den Testikel der Säugethiere. Inaug.-Dissert. Dorpat 1877.*

H. Meyer. *Die Entwicklung der Urnieren beim Menschen. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXVI. 1890.*

V. v. Mihalcovics. *Vergl. die allgem. Uebersicht über das Urogenitalsystem.*

H. Moran. *Des transformations épithéliales de la Muqueuse du vagin de quelques Rongeurs. Journal de l'Anat. et Physiol. Tome XXV.*

P. Müller. *Das Porenfeld (Area cribrosa) oder Cribrum benedictum aut. der Nieren des Menschen und einiger Haussäugethiere. Arch. f. Anat. u. Phys. 1883.*

W. Nagel. *Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV. 1889.*

— —. *Ueber die Entwicklung des Uterus und der Vagina beim Menschen. Ebendaselbst Bd. XXXVII. 1891.*

— —. *Ueber die Entwicklung der Urethra und des Dammes beim Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XL. 1892.*

G. Paladino. *Ulteriori ricerche sulla distruzione e rinnovamento continuo del parenchima ovarico nei mammiferi etc. (Dal Laboratorio d'Istologia e fisiolgia generale dell' Università di Napoli.) Napoli. 1887. Ein Auszug dieser Arbeit findet sich im Anat. Anzeiger. Jahrg. II. 1887.*

E. Pflüger. *Die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1863.*

O. Pinner. *Ueber den Uebertritt des Eies aus dem Ovarium in die Tube beim Säugethiere. Arch. f. Anat. und Phys. 1880.*

E. Poulton. *The structures with the Ovarium Ovum of Marsupialia and Monotremata. Quart. Journ. of Mikr. Science, Vol. XXIV. N. S. 1884.*

M. Ed. Retterer. *Note sur le développement du pénis et du squelette du gland chez certaines rongeurs. Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances et Mémoires de la Soc. du Biologie. Tome IV. 1887.*

H. Riese. *Die feinsten Nervenfasern und ihre Endigungen im Ovarium der Säugethiere und des Menschen. Anat. Anz. VI. Jahrg. 1891.*

A. Robinson. *On the Position and peritoneal Relations of the Mammalian Ovary. Journ. of Anat. u. Physiol. 1887, and Studies from the Biological Laboratories of the Owen's. College. Vol. II. Manchester 1890.*

M. Roth. *Ueber einige Urnierenreste beim Menschen. Festschrift zur Feier des 300jähr. Bestehens der Universität Würzburg. 1882.*

E. Selenka. *Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere. 4. Heft, II. Hälfte: Das Opossum. Wiesbaden 1886.*

H. Schulin. *Zur Morphologie des Ovariums. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIX. 1881.*

Vergl. auch die Lehrbücher über menschl. Anat. von C. Gegenbaur, J. Henle, Quain-Hoffmann, W. Krause und Toldt (Gewebelehre), ebenso die verschiedenen Lehrbücher über Anatomie der Haussäugethiere.

Eihäute, Placenta etc.

R. Bonnet. *Die Uterinmilch und ihre Bedeutung für die Frucht. Stuttgart 1882.*

E. Bumm. *Ueber die Entwicklung des mütterlichen Kreislaufes in der menschlichen Placenta. Arch. f. Gynäkologie, Bd. XLIII. Heft 2. 1892.*

A. Fleischmann. *Der einheitliche Plan der Placentarbildung bei Nagethieren. Sitz.-Ber. d. K. Preussisch. Akad. d. W. zu Berlin. XXVI. 1892.*

R. Frommel. *Ueber die Entwicklung der Placenta von Myotus murinus. Wiesbaden 1888.*

R. Godet *Rech. sur la structure intime du Placenta du Lapin. Inaug.-Diss. Bern 1877.*

G. Heinricius. *Ueber die Entwicklung und Structur der Placenta beim Hunde. Arch. f. mikr. Anat. XXXIII. Bd. 1889.*

Fr. Keibel. *Zur Entwicklungsgeschichte der menschlichen Placenta. Anat. Anz. 1889. No. 17.*

Th. Langhans. *Unters. üb. die menschliche Placenta. Arch. f. Anat. u. Phys. 1877.*

O. Osborn. *The Foetales Membranes of the Marsupials. Journ. of Morphol. Vol. I. 1887.*

Charles Sedgwick Minot. *Uterus and Embryo. I. Rabbit; II. Man. Journ. of Morphol. Vol. II. 1889. (Enthält ein umfassendes Literaturverzeichniss über die Eihäute der Säuger.)*

— —. *Die Placenta des Kaninchens. Biolog. Centralbl. X. Bd. 1890.*

— —. *A theory of the structure of the placenta. Anat. Anz. VI. Jahrg. No. 5. 1891.*

E. Selenka. *Zur Entstehung der Placenta des Menschen. Biolog. Centralb. X. Bd. No. 24. 1891.*

H. Strahl. *Vergl. dessen zahlreiche Arbeiten über Placenta im Arch. f. Anat. und Physiol. sowie in den Marburger Sitzungsberichten vom Jahr 1888 an.*

Tafani. *Sulle condizioni uteroplacentari della vita fetale. Firenze 1886.*

Turner. *Observations on the structure of the human placenta. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. VII. 1873.*

— —. *Some general observations on the placenta with special reference on the theory of evolution. Ebendaselbst. Vol. XI. 1877.*

— —. *Lectures on the anatomy of the placenta, Edinburgh. 1876. (In diesen Arbeiten Turner's und Tafani's steht die wichtigste ältere Literatur über die Placenta verzeichnet.)*

W. Waldeyer. *Bemerkungen über den Bau der Menschen- und Affenplacenta. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1890.*

— —. *Ueber den Placentarkreislauf des Menschen. Sitz.-Ber. d. Preuss. Akad. d. Wissenschaften zu Berlin. VI. 1887.*

R. Wiedersheim. *Beitr. zur Entw.-Gesch. von Salamandra atra. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXVI. 1890.*

Nebennieren.

M. Braun. *Ueber den Bau und die Entwicklung der Nebennieren bei Reptilien. Arbeiten d. zool. Inst. zu Würzburg. Bd. V.*

A. Dostoiewsky. *Ein Beitrag zur mikroskop. Anatomie der Nebennieren bei Säugethieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVII. 1886.*

M. Gottschau. *Ueber Nebennieren der Säugethiere, speciell über die des Menschen. Sitz.-Ber. d. Würzb. Phys.-med. Gesellsch. 1882.*

— —. *Ueber die Nebennieren der Säugethiere. Biol. Centralbl. III. Bd. 1883. No. 18.*

— —. *Structur und embryonale Entwicklung der Nebennieren bei Säugethieren. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1883.*

Janosik. *Bemerkungen über die Entwicklung der Nebenniere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII. 1883.*

Masamaro Inaba. *Notes on the Development of the Suprarenal Bodies in the Mouse. Journ. Coll. of Science Imper. Univ. Japan. Vol. IV. 1891.*

v. Mihalcovics. *Entwickl. des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. III. Abtheilung. (Die Geschlechtsdrüsen.) Internat. Monatsschrift für Anat. und Histologie. Bd. II. 1885.*

Mitsukuri. *On the Development of the Suprarenal Bodies in Mammalia. Journ. of Microsc. Science. London. New Series. 1882.*

Räuber. *Zur feineren Structur der Nebennieren. Inaug.-Diss. Berlin 1881.*

H. Stilling. *Zur Anatomie der Nebennieren. Virchow's Arch. Bd. C. IX. 1887.*

W. Weldon. *On the Head Kidney of Bdellostoma with a suggestion as to the origin of the Suprarenal Bodies. Stud. from the Morphol. Laboratory in the Univ. of Cambridge. Vol. II. Part. I. 1884.*

— —. *On the suprarenal Bodies of Vertebrata. Quart. Journ. of Microsc. Science for January 1885.*

R. Zander. *Ueber functionelle und genetische Beziehungen der Nebennieren zu andern Organen, speciell zum Grosshirn. Beitr. z. patholog. Anatomie und zur allgemeinen Pathologie, herausgegeb. von Prof. E. Ziegler. Bd. VII. 1890. (Enthält ein ausführliches Literaturverzeichniss über die Nebenniere.)*

Sachregister.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei. Stephan Geibel & Co. in Altenburg.









